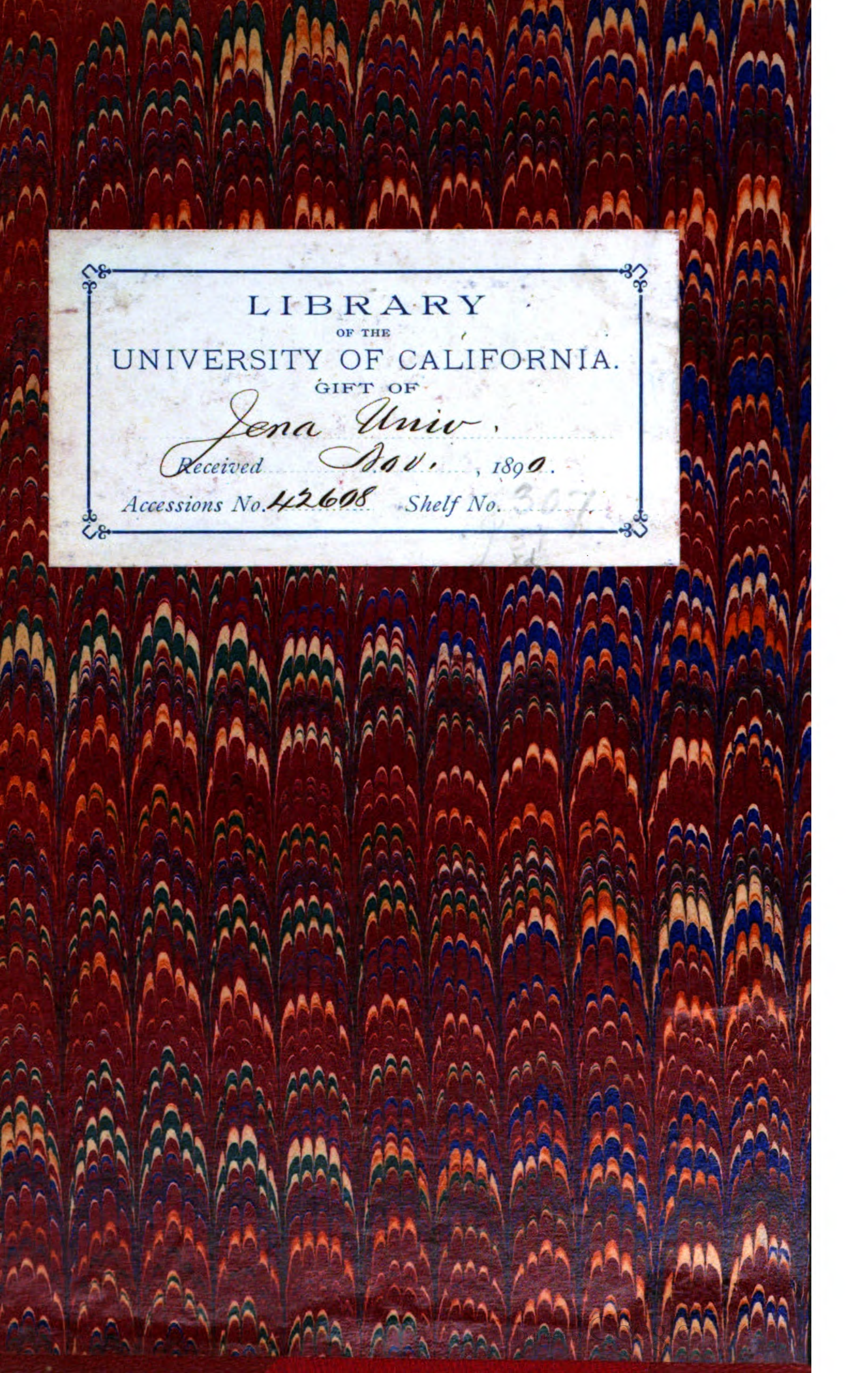



LIBRARY
OF THE
UNIVERSITY OF CALIFORNIA.
GIFT OF
Jena Univ.
Received Nov., 1890.
Accessions No. 42608 Shelf No.



Beiträge
zur Frage von der Homologie der Segmentalorgane und Ausführgänge der Geschlechtsproducte bei den Oligochaeten.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doctorwürde

der

philosophischen Fakultät der Universität Jena

vorgelegt von

Otto Lehmann
aus Altona.

Mit einer lithographischen Tafel.



Jena,
Gustav Fischer
1887.

Die, in Nachstehendem mitgeteilten Untersuchungen unternahm ich am Ende des Sommersemesters 1886 auf den Rat meines hochverehrten Lehrers, des Herrn Prof. Dr. HAECKEL. Anfangs hatte ich die Absicht, nur die Geschlechtsorgane der Lumbriciden zu untersuchen, aber bald gewannen die Exkretionsorgane derselben für mich ein so großes Interesse, daß ich auch ihre Entwickelung verfolgte, und mich mit den verschiedenen Theorien über die Homologie der Segmentalorgane und Leitungswege der Geschlechtsprodukte beschäftigte. Da diese letztere Frage der leitende Gesichtspunkt war, von dem aus die Untersuchungen angestellt wurden, so wählte ich jene Überschrift für die Arbeit.

Zugleich ergreife ich mit Freuden die Gelegenheit, meinem verehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. HAECKEL für das Interesse, welches er dieser Arbeit widmete, meinen herzlichsten Dank auszusprechen. Ebenso bin ich Herrn Prof. Dr. LANG für die Liebenswürdigkeit und Bereitwilligkeit, mit der er mir entgegenkam, sowie für die mannigfaltige Anregung, die er mir in jeder Beziehung bei meinen Studien zu Teil werden ließ, zu größtem Danke verpflichtet. Schließlich sage ich auch noch den Herren Dr. WEISSENBORN und Dr. KÜKENTHAL für ihre freundlichen Ratschläge, besonders bezüglich der Technik, herzlichsten Dank.

Nach den Beobachtungen Ehler's dienen bei den Polychaeten die Segmentalorgane, ohne durch besondere Umbildungen ausgezeichnet zu sein, als Leitungswege für die Geschlechtsprodukte, und es ist schon vielfach die Frage erörtert worden, ob die Ausführgänge der Geschlechtsprodukte bei Oligochaeten ebenfalls als modifizierte Segmentalorgane anzusehen sind oder nicht. Ältere Beobachter behandelten diese Frage nur mit Rücksicht auf morphologische Verhältnisse und man nahm allgemein die Homologie zwischen beiden Organsystemen als bestehend an. Ehe wir nun diese Frage eingehender diskutieren, wollen wir uns sowohl über die Anatomie als auch die Entwickelungsgeschichte der Geschlechtsorgane und Segmentalorgane klar werden.

Die diesbezüglichen Verhältnisse wurden an Lumbriciden, speziell der Gattung Allolobophora hinsichtlich der Entwickelungsgeschichte genauer untersucht; was die übrigen Oligochaeten betrifft, so stützen wir uns auf die hierüber angestellten neueren Beobachtungen anerkannter Forscher. Die Arbeit wird also in drei Abschnitte zerfallen; in dem ersten werden die Geschlechtsorgane, im zweiten die Segmentalorgane speziell der Lumbriciden besprochen werden, und im dritten werden wir die Theorien über die Homologie zwischen den Ausführgängen der Geschlechtsprodukte und den Segmentalorganen erörtern und schliesslich unsere Ansicht hierüber darlegen.

I. Die Geschlechtsorgane der Lumbriciden.

Der erste, welcher die Geschlechtsorgane der Lumbriciden sorgfältiger untersucht hat, scheint der alte WILLIS gewesen zu sein, der die Samentaschen als Hoden, die Samenblasen als Ovarien des Regenwurms angab. REDI fügte den Beobachtungen WILLIS' nichts Wesentliches hinzu, nur daß er die irrtümliche, lange bestehende Ansicht hatte, daß die aus dem sogenannten Ovarium sich entwickelnden Eier sich durch die Körperhöhle ihren Weg bahnen und dieselbe durch den After verlassen. SWAMMERDAM kannte schon die Kokons der Regenwürmer, nannte sie jedoch Eier, ebenso wie LYONNET, RUDOLPHI und LEO. Letzterer kannte auch schon die Samenleiter und hatte über ihre Funktion die richtige Ansicht, die allerdings erst in späterer Zeit auf eigenem Wege von HERING und D'UDEKEM nachgewiesen wurde. Die Begattung der Lumbriciden wurde zuerst von MONTÈGRE beschrieben, der jedoch die parasitischen Nematoden als junge Regenwürmer ansah, ebenso wie der Engländer HOWE. LÉON DUFOUR beschrieb genau die Kokons der Regenwürmer. MORREN, dessen Arbeit hierauf erschien, konnte sich ebenfalls nicht von den Irrtümern seiner Vorgänger frei machen; die eigentlichen Hoden und Ovarien blieben ihm unbekannt, ebenso wie DUGÈS, der jedoch die Samentrichter als das Ende der Samenleiter auffand, ohne allerdings ihren Bau und ihre Funktion richtig zu verstehen. HOFFMEISTER, der sich sehr ausführlich mit der Naturgeschichte der Lumbriciden beschäftigt hat, untersuchte nur sehr wenig ihre innere Anatomie beschrieb jedoch die Kopulation sehr genau.

Einen wesentlichen Fortschritt machte dann MECKEL; er erklärte die receptacula als zum männlichen Geschlechtsapparat gehörig, ebenso wie die Samenblasen, die er als die eigentlichen Hoden beschrieb. Die in den Samenblasen befindlichen, gelben Gregarinencysten deutete er als die Ovarien, indem er die darin enthaltenen Gregarinen als Eier ansah. Ferner beobachtete er die Entwickelung der Spermatozoen, ebenso wie STEENSTRUP, der sehr genau ihre Entwickelung studiert hatte. Der MECKEL'schen Auffassung schloß sich auch VON SIEBOLD an und beschrieb die Ineinanderschachtelung der männlichen und weiblichen Geschlechtsorgane. In den „weißen Bläschen“ vermutete er richtig die receptacula seminis. Schon

Stein hatte die Samenblasen allein für den männlichen Geschlechtsapparat in Anspruch genommen, aber seine Ansicht konnte infolge des mangelnden Nachweises der eigentlichen Ovarien sich keine Geltung verschaffen. Da erschienen dann im Jahre 1856 kurz hintereinander die beiden Arbeiten von D'Udekem und Hering, in denen die Geschlechtsorgane des Regenwurms fast erschöpfend behandelt sind. Unabhängig voneinander fanden beide die eigentlichen, im 13. Segment gelegenen, (von D'Udekem durch ein Versehen irrtümlich im 12. Segment angegebenen) Ovarien, sie klärten beide den Bau und die physiologische Funktion der vasa deferentia und ihrer Trichter auf. Ferner beschrieb Hering die Ovidukte als Ausstülpung der hinteren Wand des 13. Segmentes, während D'Udekem irrtümlich den Endfaden der Ovarien als die Ovidukte ansah. Über die Deutung der Hoden sind sie ebenfalls zwiefacher Ansicht, — und diese Kontroverse ist bis auf den heutigen Tag auch noch nicht genügend aufgeklärt und endgültig entschieden. Hering beschrieb als die eigentlichen Hoden kleine, weiße, an der vorderen Wand des 10. und 11. Segments befestigte Knötchen, und nahm die Samenblasen als Aufbewahrungsort für den reifenden Samen in Anspruch, während D'Udekem diese Knötchen übersah und, in Übereinstimmung mit Stein, die Samenblasen für die testes erklärte. Die nächstfolgenden Untersuchungen über diesen Gegenstand sind die von Williams und Lankester, die jedoch beide eher einen Rückschritt in der Regenwurmanatomie bezeichnen. Die von Hering als Hoden gedeuteten Organe sind von manchen seiner Nachfolger nicht aufgefunden worden. Claparède, Horst und Perrier konnten sie bei den einheimischen Lumbriciden nicht entdecken, und schlossen sich daher der D'Udekem'schen Deutung an, während Bloomfield und Vejdovsky dieselben wieder aufgefunden haben. Schließlich sind in jüngster Zeit noch zwei wichtige Arbeiten über die Generationsorgane der Regenwürmer erschienen, die ebenfalls in betreff der Hoden verschiedene Resultate haben. Die eine Arbeit Bergh's schließt sich der Hering'schen Deutung an, während Neuland mit Rücksicht auf mechanische Verhältnisse die Samenblasen mit D'Udekem als die Regenwurmhoden bezeichnet hat. Wir sehen also, daß diese Frage seit dem Erscheinen der Arbeiten von D'Udekem und Hering noch nicht erledigt ist. Die Hoden sind bis jetzt der wunde Punkt in der Regenwurmanatomie geblieben.

Die Geschlechtsdrüsen.

Wie wir soeben gesehen haben, ist man über die eigentlichen Hoden der Regenwürmer noch im Unklaren; ehe wir jedoch zu einer Kritik der beiden verschiedenen Ansichten darüber schreiten, wollen wir uns über die anatomischen Verhältnisse klar werden.

Bei Lumbricus terrestris, L. communis und bei Allolobophora findet man im 10. und 11. Segment, an der Hinterseite des vorderen Dissepiments zu beiden Seiten in der Nähe des Bauchstrangs je ein weißes Knötchen angeheftet, das besonders zur Zeit, wo die Tiere nicht geschlechtsreif sind, scharf hervortritt. Dieses Knötchen wurde von Hering als Hoden angesehen. Bei geschlechtsreifen Tieren ist es gewöhnlich sehr schwierig, diese Organe zu entdecken, und ich erkläre mir auch daraus, daß Claparède, Lankester und andere dieselben nicht fanden, denn ich konnte sie ebenfalls nur selten bei reifen Thieren finden, während sie bei jüngeren Tieren deutlicher hervortreten und viel leichter zu isolieren sind. Bloomfield macht auch darauf aufmerksam, daß, „when the seminal reservoirs are in an incomplete or in the periodic undistended condition, it is quite easy, to exhibit the four testes." Ihre Form ist bei den verschiedenen Arten etwas verschieden. Bei L. agricola und L. communis sind sie von Hering als platte fächerartig ausgebreitete Körperchen beschrieben und abgebildet, ebenso bestehen sie nach Bergh bei L. foetidus „aus mehreren fingerförmigen Lappen, die von gemeinsamer Basis ausstrahlen". Bei L. riparius sind dieselben einfache, breite Platten, ähnlich wie bei Allolobophora subrubicunda (Eisen).

Über ihre Entwickelung liegen außer den Angaben Bergh's keine einzige vor. Hiernach finden sich, wie aus seiner Fig. 10 ersichtlich ist, an der Grenze zwischen Dissepiment und Peritoneum im 10. und 11. Segment, an derselben Stelle, wo im 12. Segment sich ein Segmentalorgan findet, im späteren Kokonleben, kurz vor dem Verlassen des Kokons jene als Hoden gedeuteten Gebilde. Und zwar sollen dieselben „zweifellos als Wucherungen des Peritoneums entstanden sein, die sich folgendermaßen differenzieren: es bildet sich eine Rinde von dünnen Peritonealzellen mit abgeplatteten Kernen und eine innere Masse von größeren Urkeimzellen."

Von diesen Organen lösen sich nun einzelne Zellen als Spermatoblasten los und entwickeln sich in der von Bloomfield

angegebenen Weise zu Bündeln von Spermatozoen. An ihrer Natur als Keimepithel ist demnach nicht zu zweifeln.

Alle Stadien in der Entwickelung der Spermamutterzellen findet man in den sogenannten Samenblasen, jenen großen, weißen Massen, die beim Öffnen eines Wurmes sofort in die Augen fallen, und die man vor dem Erscheinen der Hering'schen Arbeit allgemein für die Hoden der Regenwürmer hielt. Bei L. agricola, L. purpureus und L. rubellus erscheinen dieselben als Anhänge eines median im 10. und 11. Segment gelegenen häutigen Sackes, der sogenannten Samenkapsel, wie dies die bekannte Hering'sche Figur auch zeigt. Bei genauerer Untersuchung aber, und besonders auf Querschnitten findet man, daß an der Stelle, wo die Samenblasen in die Kapsel einmünden, sich die Dissepimente der betreffenden Segmente hindurchziehen, und so die Samenblasen mit einem Stiele erst durch das Dissepiment hindurchtreten, und auf der anderen Seite in die Samenkapsel einmünden. Aber auch in den histologischen und entwickelungsgeschichtlichen Verhältnissen findet man eine Verschiedenheit zwischen der medianen Samenkapsel und den Samenblasen. Hierauf werden wir weiter unten noch zurückkommen, einstweilen sei bemerkt, daß die mediane Samenkapsel als ein, von einer dünnen Membran abgegrenzter Teil der Leibeshöhle zu betrachten ist. Dies entspricht auch dem Verhalten der Samenblasen bei den anderen Arten, wo sich keine mediane Samenkapsel findet, wie z. B. bei L. communis und L. chloroticus. Hier fand Hering „jederseits vier weißliche Körper im 9., 10., 11. und 12. Segmente; die beiden vorderen kleineren rundlich und mehr nach außen, die beiden hinteren, größeren länglich und der Mittellinie näher, die vorderen an der hinteren Wand, die hinteren an der vorderen Wand ihres Segments befestigt, so daß also das Septum zwischen dem 10. und 11. Ringe jederseits zwei trägt, nach außen und unten den vorderen Anhang der hinteren Samenblase, mehr nach innen und oben den hinteren der vorderen Samenblase.“ Noch anders liegen die Verhältnisse bei Allolobophora subrubicunda (Eisen). Hier haben sich die Dissepimente des 9. 10., 11. und 12. Segments nach hinten ausgestülpt und bilden so Höhlungen, in denen die einzelnen Samenblasen eingeschlossen liegen. Auf Querschnitten erhält man dann solche Bilder, als wenn die Samenblasen, welche sich an der Vorderseite der Dissepimente befinden, nach innen hin, von einer longitudinal verlaufenden Wand, diejenigen, welche an der hinteren Seite sitzen, sich von dieser Wand nach außen hin ausgestülpt hätten. Diese Art ist also ge-

wissermaßen eine Übergangsform in der Anordnung von Samenblasen und Samenkapsel, wie sie sich bei L. agricola, rubellus und purpureus findet, und der bei L. communis und L. chloroticus. Bei den ersteren Arten findet sich eine, von der Leibeshöhle durch eine Wand getrennte Kapsel, in die die Samenblasen hineinmünden; bei Allolobophora subrubicunda wird diese Kapsel von den eingestülpten Dissepimenten gebildet, und bei L. communis und L. chloroticus münden die Samenblasen frei in die Leibeshöhle.

Der histologische Bau der Samenblasen ist zum Unterschied von dem der Samenkapsel viel komplizierter. Der Hohlraum der letzteren ist ganz einfach, von einer peritonealen Membran umgeben, die die reifenden Spermazellen und die von Hering als Hoden gedeuteten Körperchen umgiebt, und mit den Dissepimenten zusammenhängt. Von der Struktur der Samenblasen dagegen entwirft Bloomfield folgendes Bild: „Von der Außenwand, die natürlich eine Peritonealschicht ist, gehen feine Streifen nach dem Inneren des Organes und bilden so ein Netzwerk, in dessen Maschen die Spermatozoen reifen. Diese Streifen werden von zahlreichen, kleinen Blutgefäßen begleitet, so daß es fast den Anschein hat, als wären die Maschen von diesen kleinen Gefäßen allein gebildet.“ Genauer noch beschreibt Neuland die Histologie. Die ganze Samenblase ist ein in viele Kammern geteilter Sack. Diese Kammern werden durch feine, von Lücken durchbrochene Membranen gebildet, von denen aus starke Protoplasmastränge das Innere derselben durchsetzen. In diesen Kammern finden sich dann die verschiedensten Stadien der Spermatozoen, Blutgefäße und in Entwickelung begriffene Gregarinen.

In Bezug auf die Entstehung der Samenblasen habe ich bei der Untersuchung ähnliche Bilder von jungen Stadien erhalten, wie Bergh sie in seiner Fig. 13 abbildet, sie entstehen als Wucherungen der Wand der Dissepimente. Bloomfield giebt an, daß dieselben nach den Anschauungen Lankester's aus Ausstülpungen von den vasa deferentia am Grunde der Samentrichter entstanden sein sollen, in Übereinstimmung mit seiner Figur, wonach die fertigen Samenblasen noch durch einen Kanal mit den vasa deferentia zusammenhängen, — eine Ansicht, die allerdings die Schwierigkeit heben würde, auf welche Weise die von den sog. Hoden sich loslösenden Zellen gerade in die Samenblasen hineingerathen. Es würden dann nämlich die Spermamutterzellen durch die Trichter in die Samenblasen befördert werden, und diese bei der Kopulation sich direkt in die vasa deferentia ent-

leeren. Trotzdem ich mir die größte Mühe gab, gelang es mir nicht, eine solche Verbindung zwischen vas deferens und Samenblasen aufzufinden, beide Organe erwiesen sich vielmehr als völlig unzusammenhängend. Noch deutlicher zeigte dies die Entwickelungsgeschichte. Bei jungen Tieren, die eben den Kokon verlassen wollten, sieht man auf Querschnitten an denjenigen Stellen, wo später die Samenblasen sitzen, eine Anhäufung von Zellen; diese vermehren sich und bilden so ein Gewebe, in dem besonders die große Zahl der Kerne auffällt. Dieser Befund steht im Gegensatz zu den Untersuchungen Bergh's. Derselbe findet „das Gewebe der jungen Samenblasen noch sehr parenchymatös, und dieselben haben wohl noch nicht angefangen, die Hodenzellen aufzunehmen." Schließlich stülpt sich dann die andere Wand des Dissepiments ein und wird zu dem feinen Kanal, durch den die Samenblasen mit der Leibeshöhle in Verbindung stehen. Über die Entstehung der medianen Samenkapsel besitze ich leider keine eigenen Untersuchungen. Bloomfield beschreibt dieselbe folgendermaßen: „As sexual maturity approaches, the three primitive pairs of seminal vesicles become larger and larger, and finally the four anterior pairs meet in one mass in such a way as to form a central body, covering in the rosettes and testes of the tenth segment, and also encroaching upon the eleventh segment; to the four corners of this central oblong body are attached four lobes, corresponding to the anterior and middle pairs of the primitive seminal vesicles. A similar coalescence of the proximal portion of the posterior part has taken place in the eleventh segment with invasion of the area of the twelfth segment; but there are only two lobes — the backward — growing pair of vesicles, which appeared on the septum between segments 11 and 12." Dieser Ansicht schließt sich auch Vejdovsky an, doch scheint mir besonders im histologischen Bau eine solche Verschiedenheit beider Organe zu bestehen, daß die von Bloomfield angegebene Entstehungsweise wenig verständlich erscheint.

Was nun die Deutung der Samenblasen und der als Hoden beanspruchten Körperchen angeht, so herrschen darüber, wie schon erwähnt, zwei Ansichten. Die eine, — wenn man will, — ältere, von D'Udekem und Lankester vertretene, wonach die Samenblasen die eigentlichen Hoden sind, — die andere, von Hering aufgestellte, daß jene an der Hinterseite des Dissepiments im 10. und 11. Segment angehefteten Knötchen die Keimschicht für die männlichen Geschlechtsprodukte, und die Samenblasen weiter nichts,

als Reservoirs für den reifenden Samen sind. Diese letztere Ansicht wurde in späterer Zeit von CLAPARÈDE und PERRIER angefochten, denn diesen Forschern gelang es nicht, jene Organe nachzuweisen; BLOOMFIELD, VEJDOVSKY und BERGH hielten jedoch an der HERING'schen Deutung fest und behaupteten die Existenz und Funktion dieser Gebilde. In jüngster Zeit hat nun NEULAND die den Samenblasen von HERING angewiesene Funktion kritisch untersucht, und ich kann mir nicht versagen, den in seiner Arbeit enthaltenen Passus darüber wörtlich hier mitzutheilen. Er sagt:

„Summieren wir die Kräfte, die ein Spermatogonium aufwenden müßte, um aus dem Hoden (HERING) in den Samenblasenanhang zu gelangen, so sind dies folgende: 1) die zur eigenen Bewegung, 2) die zur Überwindung der durch den Samentrichter hervorgerufenen Bewegung, resp. Strömung, 3) die zum Durchpressen durch die Lücken im Gewebe des Zugangs, 4) die zur Überwindung der Schwerkraft, um in dem Anhange in die Höhe zu steigen, und zum Schluß die Kompensierung des Muskeldruckes des Leibesschlauches. Eine solche Summe von Kräften kann doch unmöglich einem Spermatogonium innewohnen, und sollte es selbst dieselbe besitzen, mit welcher Gefahr wäre dies für die Spermatozoen verknüpft, sie würden bald von ihm abgestreift sein. Hierzu kommt noch die Beschaffenheit des Stroma der Anhänge" etc.

Diesen Auseinandersetzungen muß ich mich anschließen, aber nicht nur aus den oben angeführten Gründen, sondern auch aus wichtigen, vergleichend anatomischen Befunden. Auf Querschnitten durch Allolobophora findet man in den Genitalsegmenten, in den von den Dissepimenten abgegrenzten Teilen der Leibeshöhle alle Stadien der Entwickelung der Spermatoblasten, bis zu einzelnen, in der Leibeshöhle sich befindenden reifen Spermatozoen, die wahrscheinlich zu Grunde gehen. Nun kann man annehmen, diese, so entwickelten Spermatozoen und Spermatoblasten stammen von solchen Spermamutterzellen ab, die sich von den Hoden losgelöst haben und nicht in die Samenblasen hineingekommen sind, sondern in der Leibeshöhle ihre Entwickelung durchmachen, um entweder zu Grunde zu gehen, oder bei einer Kopulation durch die Trichter mit entleert zu werden. Es ist jedoch auch nicht recht einzusehen, auf welche Weise jene Samenzellen, die in die Samenblasen hineingerathen sollen, durch die kleine Öffnung in der Wand der Dissepimente in dieselben hineinkommen, denn ein Flimmerepithel an der Mündung der Samenblasen habe ich nicht nachzuweisen vermocht, ebenso wenig, wie die BLOOMFIELD'sche Figur richtig ist,

wonach die Samenblasen durch einen Kanal mit den Samentrichtern in Verbindung stehen sollen. Es könnte auch sein, daß blos in den Jugendstadien eine Einwanderung von Spermamutterzellen geschähe; daß vielleicht zu einer gewissen Zeit, die bis jetzt den Beobachtungen entgangen ist, sich an der Einmündungsstelle ein Flimmerepithel vorfindet, wodurch die Spermatoblasten in die Samenblasen hineinbefördert werden; dem widerspricht aber der Umstand, daß man in alten Samenblasen die verschiedensten Entwickelungsstadien vorfindet, von einfachen Zellen bis zu Spermabündeln, — denn fände erster Fall wirklich statt, so müßten in reifen Samenblasen sich die ältesten Stadien, also vielleicht nur Bündel von Spermatozoen vorfinden. Daß zu allen Zeiten Spermamutterzellen einwandern, dem stehen eben jene Bedenken, die NEULAND äußert, im Wege. Ich meinerseits bin nun der Ansicht, daß auch die Samenblasen selbst wirklich als Keimlager für die Spermamutterzellen anzusehen sind, — und man findet in ihnen ja auch die jüngsten Stadien derselben, — so daß wir also bei den Regenwürmern zwei Keimepithelien vorfinden, einmal jene von HERING Hoden genannten Körperchen, und zweitens die Samenblasen, die Hoden D'UDEKEMS. Die aus ersteren sich entwickelnden Spermamutterzellen entwickeln sich bei den mit einer medianen Samenkapsel versehenen Lumbriciden in dieser, bei den anderen Arten, z. B. Allolobophora, frei in der Leibeshöhle, — die von letzteren abstammenden Spermatoblasten entwickeln sich in ihnen selbst. Bei den terricolen Oligochaeten ist also das Keimlager auf jene beiden Stellen der Genitalsegmente reduciert, während bei den niederen Anneliden die verschiedensten Stellen des Peritoneums befähigt sind, Keimzellen zu produzieren.

Als weibliche Geschlechtsdrüsen findet man bei allen Lumbriciden an der Hinterseite des vorderen Septums im 13. Segment, in der Nähe des Bauchstrangs die Ovarien angeheftet, — kleine, weißliche Kegel, die in eine lange, mit Anschwellungen versehene Spitze auslaufen. An der Basis dieses Kegels liegen die jungen Eier, je weiter wir nach vorn kommen, je älter werden dieselben, — die Anschwellungen an der Spitze bezeichnen zum Verlassen des Ovariums reife Eier. Das Ovarium ist von einer dünnen, mit stark sich färbenden Kernen versehenen Peritonealschicht umgeben. Über ihre Entwickelung liegen nur die Untersuchungen BERGH's vor; danach findet dieselbe in ganz ähnlicher Weise, wie die der von ihm Hoden genannten Körperchen statt, die Ovarien entstehen als Wucherungen des Peritoneum.

Die Leitungswege der Geschlechtsprodukte.

Als Leitungswege für die männlichen Geschlechtsprodukte fungieren bei den Lumbriciden die vasa deferentia; zu je einem Geschlechtssegment gehört beiderseits ein vas deferens, das mit einem großen, gefältelten Trichter beginnt, der an dem hinteren Dissepimente des Segmentes befestigt ist. Bei den mit einer medianen Samenkapsel versehenen Arten ist der Trichter von dieser eingeschlossen, bei L. turgidus, L. riparius liegt derselbe frei in der Leibeshöhle, und findet man ihn sofort beim Öffnen eines Wurmes. Bei Allolobophora subrubicunda ist er in den von den Dissepimenten gebildeten Sack mit eingeschlossen. Bei L. agricola ist seine Form von Hering bereits genau beschrieben worden; er wird hier von einer vielfach gefalteten, zarten, weißen Membran gebildet, deren innere Seite lebhaft flimmert. Etwas anders ist derselbe bei Allolobophora gebaut. Der Trichter erscheint hier als aus zwei einander gegenüberliegenden, langgestreckten Lippen bestehend, deren innere Seite mit Flimmerepithel ausgerüstet ist. Die Zellen sind sehr hoch und mit großen, schönen Kernen versehen. Nach hinten zu endigt der Trichter in einen Kanal, der bei L. agricola, am Anfang vielfach gewunden, dann zu beiden Seiten des Bauchstranges verläuft; die Kanäle vom vorderen und hinteren Trichter vereinigen sich sofort im 12. Segment bei L. agricola; bei Allolobophora laufen sie beide getrennt neben einander her bis in die Nähe des 14. Segments, hier vereinigen sie sich, steigen tiefer in die Längsmuskelschicht herab und münden im 15. Segment nach außen. Sie bestehen aus einem von mehreren schönen, hohen Zellen gebildeten cylindrischen Rohr, dessen intercelluläres Lumen mit lebhaft sich bewegendem Flimmerepithel versehen ist. Über die Entstehung der Samentrichter und vasa deferentia liegen bei den Lumbriciden die Untersuchungen Bergh's vor, die mit den Untersuchungen Vejdovsky's an anderen Oligochaeten im wesentlichen übereinstimmen.

Danach bilden sich die Trichter als Verdickungen des Peritoneum an der Wand der Segmentaltrichter. Diese Verdickungen heben sich nachher ab, und werden zu den Samentrichtern, ähnlich, wie bei den übrigen Oligochaeten; hier finden sich beim jungen Tiere in den Genitalsegmenten anfangs nur Segmentalorgane, die mit der Entwickelung der Geschlechtsorgane degenerieren. Die Samentrichter entstehen hier als Verdickungen des Peritoneum an der Vorderseite der Dissepimente und wachsen nachher nach hinten

zu einem soliden, später hohl werdenden Strange, den vasa deferentia aus. Bei Lumbriciden hat BERGH die Entstehung des vas deferens nicht verfolgen können, und auch mir ist es nicht gelungen, dieselbe nachzuweisen. Nur so viel steht fest, daß es ursprünglich solide Zellstränge sind, die erst nachträglich hohl werden.

In ähnlicher Weise, wie die Samenleiter sich entwickeln, entstehen auch die Leitungswege für die zur Reife gelangten Eier. Sie liegen im 14. Segment und beginnen, an der Hinterseite des 13. Segments, dem Ovarium gegenüber, mit einem Trichter, der nach hinten in einen Kanal, den Ovidukt übergeht. Dieser verläuft im 14. Segmente schräg nach unten und außen und mündet in der Mitte des 14. Segments nach außen. An dem vorderen Septum des 14. Segments, an der Hinterseite des Trichters, findet man dann ein mit zahlreichen Gefäßen versehenes, weißes Bläschen, das receptaculum ovorum, ein Organ, das als homolog den Samenblasen angesehen wurde. Dasselbe besteht, ähnlich wie diese, aus mehreren, bindegewebigen Kammern, in denen die reifen Eier liegen. Rücksichtlich ihrer Funktion sind sie jedoch wohl nicht mit ihnen zu homologisieren, sie haben wahrscheinlich nur die Aufgabe, den Eiern, die in reifem Zustande den Eierstock verlassen, als Aufbewahrungsort zu dienen. Was ihre Entstehung, sowie die der Ovidukte angeht, so folgen wir der Darstellung BERGH's. Beide Organe entwickeln sich unabhängig von einander, die Ovidukte, resp. ihre Trichter, ähnlich wie die Samentrichter, als Verdickungen des Peritoneum an der Seite der Segmentaltrichter; die receptacula als Verdickungen des Peritoneum der Dissepimente. Erst nachträglich treten beide Organe mit einander in Verbindung. Wir sehen also, daß sowohl in der Entstehung, als vielleicht auch bis zu einem gewissen Grade der histologischen Differenzierung beider Organe, der männlichen Samenblasen und der receptacula ovorum eine große Ähnlichkeit nicht zu verkennen ist, sie mögen auch homolog sein, aber in ihrer Funktion und ihrer Beziehung zu den Samenleitern resp. Eileitern sind sie gänzlich voneinander verschieden, — und die Beschaffenheit der receptacula ovorum kann nicht als ein Beweis gegen die Hodennatur der Samenblasen angeführt werden.

Die Samentaschen.

Diese, von den frühesten Beobachtern als Hoden gedeuteten, weißen Bläschen liegen bei L. agricola an der Bauchseite des 9.

und 10. Segments mit einem kurzen Stiel angeheftet. Dieser Stiel wird von einem Kanal durchzogen, der zwischen den Furchen des 9., 10. und 11. Segmentes nach außen mündet. Entsprechend ihrer Funktion sind sie von einem dichten Gefäßnetze umgeben. Ein Zusammenhang zwischen ihnen und übrigen Geschlechtsorganen existiert nicht. Auf die Lageverschiedenheit der Samentaschen bei den verschiedenen Arten hat zuerst D. Rosa und zu gleicher Zeit auch Bergh hingewiesen. Bei L. agricola, L. purpureus, L. foetidus, L. rubellus und L. complanatus, ebenso wie bei Allolobophora subrubicunda finden sich dieselben im 9. und 10. Segment, ihre Ausführungskanäle laufen nach hinten und münden in den Furchen zwischen dem 9., 10. und 11. Segment. Bei L. turgidus aber liegen die Samentaschen im 10. und 11. Segment, ihre Ausführgänge laufen ein wenig nach vorn, und die Mündungen liegen ebenfalls zwischen dem 9., 10. und 11. Segment. Bei L. riparius findet sich nach Bergh noch ein vorderes Paar im 9. Segment, so daß also hier 3 Paare von Samenblasen vorhanden sind. Auch ihre Lage zu dem Bauchstrange ist eine verschiedene, wie Bergh's sorgfältige Untersuchungen beweisen. Bei L. foetidus liegen die Samentaschen weit mehr gegen die dorsale Medianlinie hinauf, als bei L. agricola, L. purpureus und L. turgidus, und ihre Ausführgänge münden weit oberhalb der äußersten Borstenpaare nach außen. Noch höher liegen dieselben bei der von mir untersuchten Allolobophora-Art. Beide Samentaschen liegen ganz dicht bei einander, in der dorsalen Medianlinie und ihre Mündungen in dieser, so daß es den Anschein hat, als wäre nur eine einzige Öffnung vorhanden. Der histologische Bau der Samentaschen zeigt ein deutliches Cylinderepithel, das nach außen von einer sehr gefäßreichen Bindegewebslage umgeben ist. Sie entstehen, wie Bergh und Vejdovsky übereinstimmend angeben, als Einstülpungen des Ektoderms.

Die physiologische Funktion der Samentaschen als receptacula seminis hat Hering zuerst nachgewiesen, und zwar vorzüglich infolge ihres Verhaltens bei der Begattung, wo, wie Hering beobachtet hat, die aus der vulva des einen Wurmes hervortretenden Samentropfen durch die Bewegung des Gürtels in die Öffnung der Samentaschen des anderen Wurmes hineingepreßt werden.

II. Die Exkretionsorgane der Lumbriciden.

Als Exkretionsorgane fungieren bei allen Anneliden die sogenannten Segmentalorgane. Dieselben sind bei den Lumbriciden zuerst von GEGENBAUR genauer untersucht worden, der auch ihre Funktion, Exkrete aus dem Körper zu schaffen, zuerst erkannte. Nachher waren sie wiederholt Gegenstand der Untersuchung, besonders ihre Beziehung zu den Geschlechtsorganen, worauf wir später noch zurückkommen werden.

Obgleich die Homologie der als Exkretionsorgane bezeichneten Organe bei allen Anneliden durchaus noch nicht bewiesen ist, so nehmen wir doch vorläufig dieselbe an. Wir werden nachher noch auf diese Frage zurückkommen. Ebenso schließen wir uns vorläufig der allgemeinen Bezeichnung der Urniere an und bezeichnen als solche das im Embryo des Regenwurms sich findende Exkretionsorgan, indem wir uns vorbehalten, den Begriff der Urniere später zu fixieren und die Ausdehnung seiner Anwendbarkeit sowie die Homologie dieses Organes mit anderen als Urnieren bezeichneten der übrigen Anneliden zu erörtern.

Wir betrachten zuerst:

Die embryonalen Exkretionsorgane.

Die embryonalen Exkretionsorgane (Kopfniere, Urniere) sind am längsten bei den Mollusken bekannt. Schon LAURENT, VAN BENEDEN und O. SCHMIDT haben dieses Organ beschrieben, aber seine eigentliche Bedeutung noch nicht erkannt. VAN BENEDEN hatte dasselbe als ruban latéral bezeichnet, aber nicht in seinem Zusammenhange mit einem Ausführgang beobachtet, wie LAURENT, der es schon mit der Niere in Verbindung brachte. Erst GEGENBAUR beschrieb diese Organe bei Limax, Clausilia und Helix genauer und benannte sie — als eine Art Niere, die nur kurze Zeit während des embryonalen Lebens thätig ist — „Urniere“. — Sie erscheint hier paarig am vorderen Teile der Leberanlage als ein gebogener Schlauch, der bei Limax mit mehreren kurzen, astartigen Fortsätzen versehen ist. Bei Helix wurde dieselbe auch schon von MECKEL gesehen: „bei dem Embryo von Helix sieht man am 9. Tage nach der Furchung schon deutlich die gelben Harnzellen, und am 11. Tage sind sie vollkommen ausgebildet; es haben jetzt

die größten einen Durchmesser von 0,02 ''', so daß man sie mit der Lupe einzeln unterscheidet. Hier läßt sich auch der Bau der Harnzellen vorzüglich gut erkennen. Vom 21. Tage, wo die von mir beobachteten Jungen auskrochen, verschwinden allmählich die großen Zellen und machen kleineren Platz."

Später wurden diese Urnieren bei Süßwasserpulmonaten von Fol, Rabl und Bütschli aufgefunden. Letzterer beschreibt dieselben, entsprechend wie Fol, folgendermaßen:

„Von einem rundlichen, mit weiter, von Flüssigkeit gefüllter Höhle versehenen Sack entspringt in der Richtung nach dem Mund zu eine ziemlich lange Röhre, die sich in der Gegend des Augenbläschens mit einem Trichter frei öffnet. In dieser Röhre bemerkt man sehr lebhafte Flimmerbewegung, die den Anschein einer sehr lebhaft sich schlängelnden Wellenlinie hervorruft, deren Bewegung von der Trichteröffnung nach dem Sacke zu stattfindet. In geringer Entfernung von dem Ursprung dieser Trichterröhre entspringt aus dem Sack noch eine zweite kürzere, jedoch weitere Röhre, die nach dem Fuß zu verläuft. In dieser Röhre vermutet man sogleich den Ausführungsgang des ganzen Apparates, der sich nach den übereinstimmenden Angaben von Rabl und Fol durch Einstülpung von dem Ektoderm her bilden soll."

Unter den Anneliden sind die embryonalen Exkretionsorgane am längsten bei Hirudineen bekannt. Hier sind dieselben zuerst von Rathke (Entwickelung von Nephelis) und kurz darauf von Leuckart beschrieben worden. „Sehr bald nach der Anlage des Bauchstreifens stößt man bei den Hirudineen-Embryonen auf eine neue Bildung. Es sind drei Paare schlingenförmig zusammengewundene Stränge, die sich symmetrisch über die beiden Körperseiten verteilen und der hinteren Hälfte der Bauchfläche angehören. Die drei Paare liegen in kurzen Abständen hintereinander und sind derart entwickelt, daß sie von vorn nach hinten an Größe allmählich abnehmen." Leuckart fügt dann noch die Vermutung hinzu, daß diese Gebilde zu der Innenfläche der Körperwand, der sie aufliegen, ganz dieselben genetischen Beziehungen haben, wie der Bauchstreifen. Am eingehendsten hat Bergh die Urnieren bei Aulastoma beschrieben: hier sind konstant vier Paar derselben vorhanden, die an der Ventralfläche des Embryo liegen und kreisförmig geschlossene, aus zwei Zellreihen zusammengesetzte Organe darstellen. Sie entstehen als Sprossung einfacher Zellreihen von dem Außenrande der Rumpfkeime, — jede dieser Zellreihen bildet später am lateralen Ende eine Anschwellung, deren Verbindungs-

strang mit den Rumpfkeimen noch später reißt. Die Zellen der Anschwellung weichen auseinander und stellen so einen in ihrer größten Ausdehnung von zwei Zellreihen gebildeten Kreis dar — in und zwischen den Zellen entstehen Kanäle, — mehrere nebeneinander. In keinem einzigen Stadium der Entwickelung hat Bergh innere oder äußere Öffnungen an den Urnieren nachweisen können.

Bei den Gephyreen hat Spengel die Urnierengänge nachgewiesen, und zwar bei Bonellia. Hier findet man vor den Borsten, zwischen diesen und der Mundöffnung, ein Paar äußerst zarter, schwer sichtbarer Schläuche. Es sind frei in die Leibeshöhle hineinragende Kanäle mit dünner Wandung, in welcher man ein Epithel und einen Peritonealüberzug unterscheidet, und engem, jedoch deutlichem Lumen. Innere sowie äußere Mündung und Wimperung konnte Spengel nicht entdecken. — Ferner beschreibt Vejdovsky bei Sternaspis, einer Zwischenform in der Nähe der Gephyreen, embryonale Excretionsorgane. Hier finden sich bei entwickelteren Larvenstadien ein Paar frei in der Leibeshöhle liegender Kanäle, die beinahe in der Mitte der Bauchseite liegen. Ihre Wandungen sind dünn, das Lumen ziemlich weit und augenscheinlich mit einer hellen Flüssigkeit gefüllt. Eine äußere und innere Mündung konnte Vejdovsky der dunklen Ektodermzellen wegen nicht beobachten, ebenso war an denselben eine Wimperung nicht zu unterscheiden.

Von den Chaetopoden haben Claparède und Mecznikow, wenn auch unbewußt, zuerst die Urnieren gefunden. Sie beschreiben nämlich bei einer Larve der Phyllodociden-Familie im Kopflappen ein eigentümliches, hohles Organ *(n)*, das sie als eine Drüse deuten, das aber, der Figur nach zu urteilen, der Urniere entspricht. Außerdem liegen über die embryonalen Exkretionsorgane noch die Beobachtungen Hatscheck's, Vejdovsky's und Caldwell's vor. Letzter beschreibt dieselben an der Larve von Phoronis als zwei an den Seiten des Körpers liegende, intercelluläre, mit Flimmerbewegung versehene Kanäle, die sich getrennt zu beiden Seiten nach außen öffnen, deren innere Öffnung Caldwell aber in keinem Stadium des freischwimmenden Larvenlebens entdecken konnte. Der Kanal endigt nach der Leibeshöhle durch eine Reihe eigentümlich geformter Zellen, ähnlich den von Hatscheck bei Echiurus beschriebenen Endzellen der Exkretionsorgane: „Each cell has a nucleus and processes similar to those of ordinary mesoblast cells. By one of these the cell is attached to the end

of the large canal. This process is larger than the free processes, and has a cylindrical form. By the canal formed inside the cylinder, small brown concretions seen in the cell itself pass into the large canal, and so to the exterior. These excretory cells, with their fine canals, increase in number with the growth of the larva. They float freely in the body-cavity in front of the septum.“ Die exkretorischen Endzellen sind Abkömmlinge des Mesoderms, einfache, zu jener charakteristischen Form umgewandelte Mesodermzellen.

Bei der Polygordius-Larve fand HATSCHECK eine eigentümliche Entstehung der Exkretionsorgane, und zwar sollen sich hier die definitiven Segmentalorgane aus dem embryonalen Larven-Exkretionskanale absondern; ob diese Entstehung richtig ist, ist sehr fraglich, denn weder BERGH noch VEJDOVSKY ist es gelungen, dieselbe bei Polygordius wiederzufinden, ebenso wie die Entstehung der Segmentalorgane anderer Chaetopoden nicht hiermit übereinstimmt; jedenfalls aber hat HATSCHECK bei der Polygordiuslarve die embryonalen Exkretionsorgane gesehen und beschrieben.

Sie bestehen aus einem Paar bewimperter Schläuche, die sich mit dem vorderen Ende durch einen, im älteren Stadium mehrere Trichter in die Kopfhöhle öffnen und mit dem anderen Ende am vorderen Rande des Rumpfes nach außen öffnen. VEJDOVSKY ferner hat die embryonalen Exkretionskanäle bei einer ganzen Reihe von Oligochaeten gefunden. Er sagt hierüber, daß er dieselben sowohl bei Naidomorphen und Chaetogastriden als bei Aeolosoma gefunden habe. „In den sich bildenden Pharyngealsegmenten einer jungen Nais, die noch mit dem alten Tiere zusammenhängt, erscheinen die embryonalen Exkretionsorgane als langgestreckte, lebhaft wimpernde Kanälchen, deren äußere und innere Mündung mir zu entdecken nicht gelang.“ Bei Chaetogaster kommen diese Organe in demselben Stadium der Entwickelung zum Vorschein, erinnern aber, was die Lage anbelangt, an die Exkretionsorgane von Rhynchelmis. Es sind lange, zu beiden Seiten des eingestülpten Pharynx und des alten Magendarms verlaufende, dünnwandige Kanälchen, die aber nicht wimpern. Ob sie sich nach außen öffnen, ob sie direkt mit der Leibeshöhle kommunizieren oder nicht, konnte VEJDOVSKY nicht unterscheiden, doch scheint es, „als ob das Lumen des Exkretionskanales mit dem des Oesophagus zusammenhängt. Am besten kennt VEJDOVSKY die embryonalen Exkretionsorgane bei Aeolosoma tenebrarum. Sie erscheinen zuerst in solchen Zooiden, bei welchen

äußerlich der mit schwach wimpernden Kopfgruben etwas angeschwollene Kopflappen kenntlich ist, aber noch den alten Magendarm aufbewahrt. Zu beiden Seiten des letzteren erscheinen ein Paar dickwandiger, aus glänzenden Zellen bestehender, hohler Bläschen, die innerhalb mit beweglichen Wimpern ausgestattet sind. Mit dem unteren, verengten Ende hängen sie mit der Leibeswandung zusammen, ohne daß sie aber nach außen zu münden, — das obere, etwas zur Rückenseite gerichtete Ende ist angeschwollen und geschlossen. Bei Aeolosoma dauern diese merkwürdigen Organe nur eine äußerst kurze Zeit, denn in den nächsten Stadien der Entwickelung findet man keine Spur davon. Selbst zur Zeit, als sich der neue Pharynx einstülpt, sind die provisorischen Excretionsorgane bereits verloren gegangen."

So weit die Beobachtungen Vejdovsky's.

Es liegt nun die Frage nahe, ob bei allen Oligochaeten diese scheinbar doch konstanten Organe vorhanden sind, — vor allem bei den terricolen Oligochaeten, deren Embryonen allerdings schon vielfach untersucht sind, bei denen man aber bei keinem der Autoren eine Andeutung über diese Organe findet. Allein auf Querschnitten diese Organe zu studieren, schien mir nicht ratsam, und ich beschloß daher, zuerst den lebenden Embryo zu untersuchen und dann Schnittserien durch denselben anzufertigen, wenn ich auch nicht viel Hoffnung auf Gelingen hatte, da die Embryonen der Lumbriciden wegen der dunklen Endodermzellen kein günstiges Objekt zu derartigen Untersuchungen bieten. Als Material benutzte ich Kokons von Allolobophora, die mir in genügender Zahl zu Gebote standen. Der Embryo wurde vorsichtig herauspräpariert und in einer 0,5procentigen Kochsalzlösung untersucht und gezeichnet. Darauf fixierte ich denselben mit einer Mischung von 2 T. Sublimat und 1 T. Kleinenberg'scher Pikrinschwefelsäure, färbte in ganz schwachem Boraxkarmin, härtete in Alkohol bis zu absolutem Alkohol und führte von diesem das Objekt vermittelst der Senkmethode in Chloroform über, dann wurde in weichem Paraffin eingebettet und in einem kalten Zimmer geschnitten. Hauptsächlich richtete ich mein Augenmerk darauf, das Objekt nicht zu stark zu erhitzen, nicht über 40° C, da ich erfahren hatte, daß bei stärkerem und längerem Erhitzen so zarte Objekte keine guten Resultate lieferten.

Das jüngste Stadium, welches ich untersuchte, war das in Fig. 5 abgebildete. Auf dem Querschnitte sieht man Ektoderm, Entoderm und die zwei großen Mesodermzellen. Die Cilien, die

an einer Stelle des Körpers ganz deutlich zu beobachten waren, konnte ich auf den Schnitten nicht auffinden und kann daher auch nicht genau die Stelle angeben, an der sich dieselben befinden, wahrscheinlich waren sie dort, wo sich der Oesophagus einzustülpen beginnt. Überhaupt war auf diesem Stadium nur sehr wenig zu erkennen, einmal wegen der großen Undurchsichtigkeit der Entodermzellen und ferner wegen der fortwährend rotierenden Bewegung des Körpers. Durchsichtiger wurden die Embryonen in den späteren Stadien, wo sie die Wurmform anzunehmen beginnen und der Oesophagus sich schon zum Teil eingestülpt hat. Hier ist der ganze Körper mit Cilien bedeckt, die besonders stark an der späteren ventralen Seite des Tieres und in der Gegend des sich einstülpenden Pharynx entwickelt sind. Auf diesem Stadium sieht man deutlich den Urkeimstreifen mit der großen, hinteren Zelle und den einzelnen sich abgrenzenden Ursegmenten. Der Oesophagus ist noch nicht bis zum Urdarm durchgebrochen. Bei allen Embryonen, die ich in diesem Stadium untersuchte, fand ich jene als Urnieren bezeichneten Kanäle vor. Ich will gleich bemerken, daß ich an einem und demselben Embryo das in Fig. 6 wiedergegebene Bild nicht erhalten habe, sondern daß dasselbe aus mehreren Figuren zusammengestellt ist. Ich glaube jedoch berechtigt zu sein, die verschiedenen Bilder zu einem zu ergänzen, da es manchmal nicht möglich war, wegen der Lage und der fortwährend rotierenden Bewegung des Embryo überhaupt etwas von dem Kanale zu sehen. Bald sah man nur den einen Teil, bald nur den anderen. Trotzdem blieb mir aber, besonders durch das Studium der Schnitte, kein Zweifel über das Vorhandensein und die Lage der Kanäle, wie es in der Figur wiedergegeben ist.

In dem dem Oesophagus entgegengesetzten Teile des Embryo findet sich ein mit lebhafter Wimperung versehener Kanal, dessen Wimpern in der Richtung nach vorn zu schlagen. Dieser mit ziemlich weitem Lumen versehene Kanal scheint aber bald zu degenerieren, denn es war mir nur zweimal, und zwar auf den jüngsten Stadien, auf denen ich die Urnieren fand, möglich, denselben deutlich in seiner ganzen Ausdehnung zu sehen. Auf welche Weise er mit der Leibeshöhle in Verbindung steht, konnte ich wegen der Dunkelheit der entodermalen Zellen, in denen er sich verlor, nicht erkennen. Nach vorn mündet er in eine geräumige Höhle, die mit kräftig schlagenden Wimpern versehen ist und sich nach außen zu durch eine kreisrunde Öffnung öffnet, nach der zu die Wimpern sich bewegen. Diese Ausführöffnung habe

ich in zwei Fällen ohne jeden Zweifel deutlich wahrgenommen, und die Zeichnung ist danach ausgeführt, — jedoch auf späteren Stadien, wo namentlich der vordere Teil der Urniere deutlich ausgebildet erscheint, war diese Höhle nicht mehr zu sehen, und auf Schnitten erschien es mir, als wäre die Höhle abgeflacht und läge dicht unter dem Ektoderm. Der vordere Teil des embryonalen Exkretionskanales war jedoch jedesmal zu verfolgen. Er zog sich von der Gegend des Pharynx herunter an der dorsalen Seite, und die Wimperung bildete eine nach der Urnierenhöhle gerichtete, lebhaft sich schlängelnde Wellenlinie. Nie aber konnte ich am lebenden Embryo ermitteln, auf welche Weise dieser Kanal sich nach dem Inneren des Körpers öffnet, selbst bei starker Vergrößerung sah man denselben nur spurlos in der Nähe der sich bildenden Kopfhöhle verschwinden. In den späteren Stadien tritt dieser Kanal noch stärker hervor, am besten habe ich ihn sehen können, wenn in dem Embryo schon die ersten drei Segmentalorgane fungieren. Er verläuft hier von der Kopfhöhle aus dicht unter dem Ektoderm gerade nach hinten bis in die Gegend des 4. Segments, wo er, wie es schien, nach außen mündete. Die Flimmerung war deutlich in demselben zu bemerken, wenn auch das Lumen schon geringer geworden war. Bald darauf verschwinden diese Exkretionskanäle dann gänzlich, in Embryonen, die schon ganz die Wurmform angenommen hatten, war nichts mehr davon zu entdecken.

Was die Histologie dieser Kanäle betrifft, so findet man auf Schnitten, daß es ein einzelliger Strang ist, in dem sich ein intracellulärer, mit Wimpern besetzter Kanal findet. Dieser Strang zieht sich auf der späteren dorsalen Seite zwischen Ektoderm und Entoderm hin und ist durch feine Muskelfasern an der Leibeswand befestigt. Das vordere Ende des Stranges läuft in eine große Zelle aus, die von mehreren Kanälen durchbrochen ist, welche sich in die Kopfhöhle des Embryo öffnen. Diese Exkretionszelle würde dann dem „Endtrichter“ an dem Exkretionskanal der Polygordiuslarve entsprechen.

Ich habe diese Organe sogleich als Nieren bezeichnet und sie den ähnlichen embryonalen Exkretionsorganen der übrigen Oligochaeten homolog gesetzt. Für ihre exkretorische Funktion sprechen die starke Flimmerbewegung, die an ihrer Mündung angehäuften, festen Partikelchen, wahrscheinlich Exkretionsstoffe, und ihr Degenerieren mit dem Auftreten der bleibenden Exkretionsorgane und schließlich der übereinstimmende Bau mit dem embryonalen

Exkretionsorgane des Polygordius, über dessen exkretorische Funktion wohl kein Zweifel herrscht. Bei den Lumbriciden haben diese Kanäle also, wie wir gesehen, ihre spezifische Funktion; ob auch bei den anderen Oligochaeten, mag noch dahingestellt bleiben, wie denn überhaupt über diese Organe eine ziemliche Unsicherheit und Unklarheit noch herrscht. Wir kennen unter den Oligochaeten diese Organe bis jetzt bei Aeolosoma, den Naidomorphen und Chaetogastriden, bei Rhynchelmis und Allolobophora, aber fast bei allen sind sie sowohl bezüglich ihrer Lage, speziell ihrer Mündung, als auch vielleicht ihrer Funktion verschieden. Eine äußere Mündung ist nach VEJDOVSKY weder bei Aeolosoma noch Nais und Chaetogaster vorhanden, ebenso wie die innere Öffnung fehlt. Es sind nun entweder diese Organe bei den drei Arten überhaupt keine Exkretionsorgane und also nicht als Urnieren zu bezeichnen, — da sie eben infolge ihres Baues nicht Stoffe aus dem Inneren des Körpers herausbefördern können — oder aber, was mir wahrscheinlicher dünkt, die Mündung dieser Organe ist so schwer zu finden, daß sie den Beobachtern bis jetzt entgangen ist.

VEJDOVSKY sieht in diesen Röhren nur vererbte Organe, die gleich am Anfange ihrer Entwickelung degenerieren, indem die Exkretionsfunktion von anderen, in den Zooiden vorhandenen, sogenannten Segmentalorganen übernommen wird, eine Ansicht, die wohl nicht stichhaltig ist; denn wenn jene Exkretionsorgane, wie sie bei Rhynchelmis und Allolobophora vorkommen, bei jenen drei Arten wirklich gleich am Anfange degenerieren, so würde doch wahrscheinlich zuerst das Wimperepithel schwinden, und erst später die Mündung des Organes, und nicht das Organ wimpern und dabei jeder Mündung entbehren.

Aber auch zwischen den embryonalen Exkretionsorganen von Rhynchelmis und Allolobophora findet sich eine Verschiedenheit in Betreff ihrer Mündung und der Richtung, in der die Wimpern schlagen. Bei Rhynchelmis liegt die Mündung derselben zu beiden Seiten des Oesophagus, und das Ende derselben erstreckt sich nach den hinteren Segmenten zu, — bei Allolobophora dagegen haben wir ein System von Kanälen, die sowohl im vorderen als hinteren Teile des embryonalen Tieres verlaufen und gemeinsam in eine Höhle enden. Die Mündung derselben liegt ungefähr dort, wo beim erwachsenen Tiere sich der dorsale Teil des vierten Segments befindet.

Es fragt sich nun, ob diese bei den Embryonen der Oligochaeten auftretenden Exkretionsorgane als unabhängig von den definitiven

Segmentalorganen anzusehen sind, d. h. als Urniere oder Vorniere bezeichnet werden können, und ferner, ob sie den embryonalen Exkretionskanälen der übrigen Anneliden gleichzusetzen sind.

Als Urniere hat man die im embryonalen Stadium gewisser Anneliden auftretenden Exkretionsorgane bezeichnet, die mit der beginnenden Entwickelung der definitiven Segmentalorgane degenerieren. Bei den Oligochaeten gehören dieselben im Gegensatze zu den bleibenden der Rückenseite an. Sie entstehen zu der Zeit, wo sich der Körper noch nicht in die einzelnen Segmenthöhlen gegliedert hat. Was ihre Beziehung zu den Urnieren der übrigen Anneliden betrifft, so besteht entschieden eine große Übereinstimmung im histologischen Bau. Der sog. „Endtrichter" der Kopfniere der Polygordiuslarve ist ähnlich gebaut wie die „Endzelle" bei den Lumbriciden. Nach FRAIPONT's Untersuchungen sind die „côtes rayonnantes, qui soutiennent la membrane de l'entonnoir", hohle Kanälchen, „qui se terminent en cul-de-sac à leur extrémité libre et qui débouchent en arrière dans un espace polygonal, qui n'est en rapport qu'avec la lumière du canal excréteur." Diese Beschreibung steht allerdings nicht im Einklange mit den Untersuchungen HATSCHECK's, wonach der eigentliche Kanal durch einen offenen Trichter mit der Leibeshöhle in Verbindung stehen soll, — aber nach den Untersuchungen VEJDOVSKY's und BERGH's scheint es, als ob man auf diese Untersuchungen HATSCHECK's nicht zu viel Gewicht legen dürfte. Sehen wir also davon ab und nehmen wir die Ansicht FRAIPONT's als die richtige an, so haben wir sowohl bei Lumbriciden als bei Polygordius als Urniere ein zur Kopfhöhle gehöriges, intracelluläres Exkretionsorgan, dessen Lumen durch mehrere Kanälchen mit der Kopfhöhle in Verbindung steht. Bei Polygordius sind diese Kanälchen durch eine zarte Membran verbunden, bei den Lumbriciden sind sie die intracellulären Gänge einer einzigen „Exkretionszelle". Im Vergleich mit letzteren repräsentiert also der Endteil der Polygordius-Kopfniere den Formwert einer einzigen Zelle. Die Kopfniere des Polygordius setzt nun FRAIPONT dem Exkretionssystem der Echiuridenlarve gleich, und zwar betrachtet er die großen Kanäle der Echiuriden-Niere dem einen großen Kanale, und die feinen Endästchen bei Echiuriden den Endkanälchen der Polygordiuskopfniere als homolog. Diese Urniere der Echiuriden leitet dann also hinüber zu dem Wassergefäßsystem der Plathelminthen und Rotiferen, und wir schließen uns der Ansicht von der Homologie beider Organsysteme aus Mangel einer besseren Er-

klärung an, jedoch nicht, ohne ein gewisses Bedenken dabei zu empfinden.

Über die Homologie der embryonalen Exkretionsorgane mit den Urnieren der Hirudineen äußert sich BALFOUR allerdings: „die provisorischen Exkretionsorgane des Blutegels lassen sich jedenfalls nicht mit den vorn liegenden provisorischen Organen von Polygordius identifizieren“; mit anderen Worten, die embryonalen Exkretionsorgane der Hirudineen und übrigen Anneliden sind verschieden. Indessen hat BERGH mit Rücksicht auf seine Untersuchungen an Aulastoma diese Frage eingehend erörtert und kommt dabei zu dem jedenfalls richtigen Resultate, daß einer Homologie dieser beiden Organsysteme nichts im Wege steht.

Wenn wir oben den Begriff der Urniere so festgestellt haben, daß es Exkretionsorgane sind, die später degenerieren, so sind allerdings damit jene Segmentalorgane nicht inbegriffen, die z. B. bei Chaetogastriden in den ersten Segmenten des Tieres entstehen und nachher wieder verschwinden. Diese sind bezüglich ihrer Entstehung und Gestalt den in den hinteren Segmenten fungierenden vollkommen gleich zu setzen. Wir kommen damit zu dem Verhältnis zwischen den embryonalen Exkretionsorganen und den definitiven, und es läge nahe, die Untersuchung HATSCHECK's für richtig anzunehmen, wonach letztere aus ersteren sich entwickeln sollen. Indessen hat BALFOUR schon aus rein theoretischen Gründen die Unmöglichkeit, resp. Unwahrscheinlichkeit dieser Entwickelung dargethan; sie wird auch durch die Ergebnisse der Entwickelungsgeschichte an anderen Anneliden nicht bestätigt. Die definitiven Exkretionsorgane entstehen unabhängig von den embryonalen, und ich glaube auch nicht annehmen zu dürfen, daß vielleicht die Kopfniere als Exkretionsapparat für das erste Segment anzunehmen wäre und den in den hinteren Segmenten entstehenden, später fungierenden übrigen Exkretionsorganen gleich zu setzen; der Bau vor allem der „Endzelle“ ist ein zu abweichender von dem des Trichters der definitiven Segmentalorgane, wenngleich auch der endgültige Beweis für die Verschiedenheit beider Organsysteme erst dann erbracht wäre, wenn man nachwiese, daß in demselben ersten Segment Urniere und definitives Segmentalorgan funktionieren, resp. vorhanden sind.

Die definitiven Exkretionsorgane (Segmentalorgane).

Die sogenannten Segmentalorgane sind für die terricolen Oligochaeten von GEGENBAUR bereits sehr sorgfältig beschrieben

worden. Dieselben beginnen mit einem kleinen, frei in der Leibeshöhle flottierenden Trichter, der an der hinteren Wand des betreffenden Segments befestigt ist und in einen Kanal übergeht, der durch das Septum hindurchtritt und im nächsthinteren Segment zu dem vielfach gewundenen Organ wird. In diesem Segmente findet sich auch die äußere Öffnung. Über den feineren histologischen Bau derselben bei den Lumbriciden kann ich nur die Angaben VEJDOVSKY's darüber bestätigen: der Trichter wird von einer einzigen Zellenreihe gebildet und erscheint, von der Bauchseite gesehen, fächerförmig ausgebreitet. In der Profillage sieht man aber, daß der Trichter zweilippig ist, die früher fächerartig ausgebreitete Cylinderreihe erweist sich als eine Lippe, die über den unteren, niedrigen Lappen sich erhebt. Zwischen beiden vertieft sich das Organ zur Bildung des Flimmerkanales. Der fächerartige Teil besteht aus einer Reihe hoher, nach außen einen dichten Flimmerbesatz tragender Elemente, — jede Cylinderzelle besteht aus einem feinkörnigen Protoplasma, in welchem ein ovaler Kern eingebettet ist. Nach außen sind die Zellen von einer feinen Cuticula umsäumt, durch deren feine Porenkanälchen Flimmerhaare hervortreten. Äußerlich ist sowohl der Wimpertrichter als der Flimmerkanal mit Peritonealzellen besetzt.

Wenn so der Bau und die Lage bei Lumbriciden sowohl wie bei den übrigen Oligochaeten genügend bekannt ist, herrscht über die Entwickelung der Segmentalorgane eine große Unsicherheit. Vollkommen abweichend von den Angaben der übrigen Forscher sind die Ergebnisse der Untersuchungen HATSCHECK's an Criodrilus und Polygordius. Bei Criodrilus sollen sich die Segmentalorgane aus einem zelligen Längsstrange durch Abgliederung nacheinander bilden, und zwar aus Zellgruppen der Hautmuskelplatte, welche unmittelbar unter dem Ektoderm liegen und nachher erst in die Leibeshöhle rücken. Ähnlich soll die Bildung bei Polygordius vor sich gehen, und zwar soll von der Kopfniere aus zuerst ein wimpernder Längskanal nach hinten wachsen und aus diesem die einzelnen Segmentalorgane entstehen. Doch, wie schon oben bemerkt, ist es sehr fraglich, ob diese Beobachtungen richtig sind.

Die älteste Darstellung von der Entwickelung der Segmentalorgane beim Regenwurm giebt KOWALEVSKY: „Die jüngsten Segmentalorgananlagen zeigen einen kleinen Haufen von Zellen, welche auf der kaum gebildeten, vorderen Wand jedes Dissepiments

aufsitzen und frei in die Höhle des Segments hineinragen. Wenn man diesen Haufen genauer und bei stärkerer Vergrößerung mustert, so genügt es, um in demselben eine Ausstülpung der hinteren Wand der Dissepimente und in dieser schon ein schwach ausgesprochenes Lumen zu erkennen. Weiter wächst diese Ausstülpung zu einem länglichen, hinten noch blinden Schlauche, und nun treten die Flimmercilien auf". Das Zusammenwachsen des blinden Endes mit der äußeren Haut, ebenso die Bildung der inneren, trichterförmigen Öffnung des Segmentalorganes hat Kowalevsky nicht verfolgen können. Bei Rhynchelmis sollen die Exkretionskanäle ebenfalls nach den Angaben Kowalevsky's nicht als Einstülpungen der äußeren Haut entstehen, sondern aus dem Mesoderm ihren Ursprung nehmen. Sie bilden anfangs einen Zellhaufen, der bald zu einer Röhre sich auszieht und ein Lumen enthält. Kleinenberg, der auch die Embryologie von Lumbriciden studiert hat, jedoch nicht direkte Beobachtungen über die Entwickelung der Segmentalorgane besitzt, neigt zu der Annahme, daß dieselben als Einstülpungen des Ektoderms entstehen. Die Untersuchungen Eisig's an den Capitelliden scheinen die Beobachtungen Kowalevsky's zu bestätigen. Hier „sind die Segmentalorgane ihrer ganzen Länge nach fest mit dem Peritoneum verwachsen und ihre inneren Mündungen erscheinen flottierend. So innig ist der Zusammenhang zwischen der die Leibeshöhle auskleidenden Peritonealmembran und den Segmentalorganen, daß in optischen oder wirklichen Durchschnitten diese Organe nur als Verdickungen jener Membran erscheinen". Es ist danach sehr wahrscheinlich, daß dieselben einfach als Wucherungen des Peritoneums entstanden sind. Die Arbeit Bucinsky's über die Entwickelung der Segmentalorgane stand mir leider nicht zur Verfügung, und so kann ich nur nach dem Referate Vejdovsky's darüber berichten.

Danach sollen dieselben aus zwei getrennten Anlagen ihren Ursprung nehmen, nämlich aus den in den Segmenthöhlen befindlichen Röhren und den Epiblasteinstülpungen. Diese beiden Teile verwachsen dann erst später miteinander. Schließlich hat auch Vejdovsky, und zwar sehr genau, die Entwickelung der Exkretionsorgane an Rhynchelmis und Tubifex studiert. Danach entstehen die einzelnen Segmentalorgane unabhängig von einander in jedem Segment, zu beiden Seiten des Bauchstranges: „das jüngste Stadium erscheint als eine vergrößerte Peritonealzelle, welche der hinteren Fläche des Dissepiments anliegt". Diese Zelle teilt sich

und bildet einen einzelligen, in die Segmenthöhle hineinragenden Zellstrang, der durch einen fadenförmigen Fortsatz an der Leibeswandung befestigt ist. Ferner bildet sich ein neuer Bestandteil, eine große, kugelige Zelle mit etwas größerem Kerne und mehr grobkörnigem Inhalte, die zwar dem postseptalen Strange angehört, aber der vorderen Dissepimentfläche aufsitzt. Diese große Zelle bildet später den Trichter.

„In den weiteren Stadien erstrecken sich die postseptalen Bestandteile mehr in die Länge, die Zellen werden hohl und sind mit spärlichen Peritonealzellen bedeckt. Die Verbindung mit der Außenwelt geschieht sodann durch Einstülpung des Ektoderms, — aber erst dann, wenn dieselben schon dichtgewundene Schläuche darstellen. Es beteiligen sich somit an der Bildung der Exkretionskanäle Mesoblast und Epiblast, aus ersterem entstehen die Segmentalgänge und Segmentaltrichter. Sie bilden sich aus der mesoblastischen Peritonealauskleidung der Dissepimente, aber nicht durch Ausstülpung der letzteren". Wir haben nun in kurzem folgende Ansichten über die Bildung der Segmentalorgane:

1) Die Segmentalorgane entstehen aus der unmittelbar unter dem Ektoderm liegenden Hautmuskelplatte (Hatscheck — Criodrilus).

2) Die Segmentalorgane entstehen als Ausstülpung der hinteren Wand der Dissepimente (Kowalevsky — Lumbricus).

3) Die Segmentalorgane entstehen aus der Auskleidung der Peritonealhöhle (Eisig — Capitelliden).

4) Die Segmentalorgane entstehen als Einstülpungen des Ektoderms (Kleinenberg — Lumbricus).

5) Die Segmentalorgane entstehen aus verschiedenen Keimblättern, den mesoblastischen Kanälen und epiblastischen Einstülpungen (Vejdovsky, Bucinsky).

Meine eigenen Untersuchungen beziehen sich nur auf die Embryonen von Lumbriciden, aber ich glaube, die hier auftretenden Verhältnisse auch auf die übrigen Oligochaeten ausdehnen zu können, denn homologe Organe werden in einer und derselben Klasse auch aus denselben Anlagen entstanden sein. Die Homologie der Segmentalorgane bei den Anneliden ist noch nicht in Sicherheit gestellt, und besonders was die Exkretionskanäle der Hirudineen betrifft, deren histologischer Bau von dem der bis jetzt bekannten übrigen Anneliden abweicht, daß Balfour sagt: „Die Segmentalorgane der Hirudineen haben einen so eigentümlichen Bau, daß man nur mit gebührendem Vorbehalt ihre Homologie mit den Exkretionsorganen

der Chaetopoden annehmen kann. Jedoch hat Vejdovsky neuerdings eine ganz ähnliche Struktur bei Chaetogaster diaphanus nachgewiesen, und wenn auch zur Zeit rücksichtlich der Entwickelung mancherlei Fragen noch nicht gelöst sind, die für die Frage von der Homologie entscheidend sind, so müssen wir dieselbe doch im allgemeinen als bestehend annehmen.

Die Ausbildung der Segmente schreitet bei den Lumbriciden-Embryonen von vorn nach hinten fort, so daß man an einem Embryo die verschiedensten Stadien der Entwickelung zu gleicher Zeit hat. Die Differenzierung des Mesodermstreifens beginnt nun damit, daß von demselben sich Zellgruppen abgrenzen und zu den Ursegmenten werden, die anfangs solid sind. Bald darauf weichen die einzelnen Zellen auseinander, und es entsteht ein Hohlraum, der des zukünftigen Segmentes; die Zellen selbst bilden die Dissepimente. An der vorderen Seite eines jeden Septums bemerkt man in den jugendlichen Segmenten eine große, kugelige Zelle mit größerem Kern, die erste Anlage des Segmentalorganes. Diese Zelle scheint jedoch nicht von den Wänden des Dissepiments herzustammen, sondern eine bestimmte Zelle des Mesodermstreifens zu sein, denn in dem undifferenzierten Keimstreifen bemerkt man einige, durch die Größe des Kernes besonders hervortretende Zellen, die dasselbe Aussehen haben wie die, die erste Anlage des Segmentalorganes repräsentierende Zelle. Den direkten Zusammenhang konnte ich allerdings nicht ermitteln. Indem sich dann die Zelle vermehrt, wandert sie mehr in die Mitte des Segments, und es entsteht ein Haufen von Zellen, in dem sich bald ein intracelluläres Lumen ausbildet. Die Verbindung mit der Außenwelt kommt nicht durch Einstülpung des Epiblastes zustande, sondern die Segmentalorgane wachsen nach unten zu einem Rohre aus, das durch die Ektodermschichten hindurchtritt und direkt die Kommunikation mit der Umgebung vermittelt. Der Trichter des Segmentalorganes entsteht erst in verhältnismäßig später Zeit, und zwar, wenn in den Zellhaufen sich schon ein Kanal gebildet hat und dieser mit der Außenwelt verbunden ist.

Man sieht dann an der Vorderseite eines jeden Dissepiments eine größere, hervortretende Zelle, die sich selbst vermehrt und zu dem mit Flimmern besetzten Trichter wird.

Dieser ist auch bei Allolobophora, ebenso wie nach Vejdovsky's Untersuchungen bei den übrigen Oligochaeten, zweilippig, — an seiner Übergangsstelle in den Kanal findet sich eine Menge von

in Karmin sich stark färbenden Körperchen, deren Bedeutung unbekannt ist.

III. Die Homologie zwischen Segmentalorganen und Ausführgängen der Geschlechtsprodukte.

Wir kommen nun zu der vielfach schon erörterten Frage, ob die Ausführgänge der Geschlechtsprodukte bei den Oligochaeten als modifizierte Segmentalorgane anzusehen sind oder nicht.

Williams war der erste, der die Homologie zwischen den Ausführgängen der Geschlechtsprodukte und den Segmentalorganen behauptete, und besonders Claparède vertrat diese Ansicht für die limicolen Oligochaeten. Nach ihm sollen ein oder mehrere Paare von Segmentalorganen zu Samenleitern, Ovidukten und Samentaschen sich umbilden, und seine Ansicht galt lange Zeit unangefochten. Schon der äußere Umstand, daß in den Segmenten, in denen die Genitalorgane ausgebildet sind, die Segmentalorgane fehlen, machte diese Annahme sehr wahrscheinlich. Dazu kommt noch, daß beide Organe in ihrer Lage und ihrem Bau sehr übereinstimmen. Vasa deferentia und Ovidukte öffnen sich durch Poren nach außen, die fast dieselbe Lage wie die der Segmentalorgane haben, — sie bestehen, wie diese, aus einem Kanal, der in dem vorhergehenden Segmente mit einem Flimmertrichter sich in die Leibeshöhle öffnet. Die Segmentalorgane haben die Aufgabe, die Kommunikation zwischen der Leibeshöhle und der Außenwelt zu vermitteln, Stoffe aus dem Leibesinneren durch die Flimmerbewegung auszuscheiden, und dieselbe Funktion haben bei den Limicolen auch die vasa deferentia und Ovidukte. Vermöge des größeren Lumens ihrer Kanäle und ihrer stärkeren Flimmerbewegung sollen sie zugleich als exkretorisches Organ für die Leibesflüssigkeit der betreffenden Segmente und die Produkte der Geschlechtsorgane dienen.

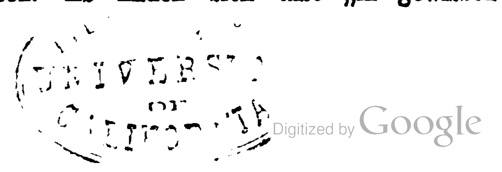
Dieser Ansicht schließt sich Lankester vollkommen an, ja er geht sogar noch weiter, er behauptet die Homologie auch für die terricolen Oligochaeten, und zwar mit Rücksicht auf die Übereinstimmung der vasa deferentia und Ovidukte in ihrem Bau bei beiden Klassen. Um aber nun zu erklären, daß bei den Terricolen in den Genitalsegmenten auch noch Segmentalorgane vorhanden

sind, stellt er die Hypothese auf, daß die typische Zahl für die Segmentalorgane der Oligochaeten vier sei; von diesen sind bei den Limicolen in den sechs ersten Segmenten alle vier, in den folgenden nur zwei nicht zur Ausbildung gekommen, während bei den Terricolen alle vier nur in dem ersten Segment fehlen und ein Paar nur in den Segmenten zur Ausbildung gekommen ist, in denen keine Genitalorgane vorhanden sind. Diese Hypothese stüzt LANKESTER nur dadurch, daß er die Homologie der Ausführgänge der Geschlechtsprodukte bei Terricolen und Limicolen behauptet.

Gegen diese Ansicht verwahrt sich CLAPARÈDE in einer späteren Arbeit sehr entschieden, da er keinen Grund für deren Richtigkeit zu finden glaubt. „Es ist bisher kein Fall eines doppelten Paares unzweifelhafter Segmentalorgane in einem und demselben Segment bei den Anneliden bekannt geworden. Die Lage der äußeren Mündung kann in zweifelhaften Fällen zur Entscheidung, ob man mit der einen oder der anderen der beiden vermeintlichen Organreihen zu thun hat, durchaus nicht benutzt werden, denn ich finde diese Lage für die Mündung der Schleifenkanäle von Lumbricus terrestris höchst variabel. In der Regel trifft man dieselbe an jeder Seite des Segments weit nach außen von der äußeren Borstenreihe. Sehr häufig aber rückt sie dieser äußeren Borstenreihe näher, ja sogar über dieselbe hinaus bis an die nach innen folgende Reihe.

Meiner Ansicht nach kann man den Unterschied zwischen Limicolen und Terricolen in Bezug auf die Leitungsapparate für die Geschlechtsprodukte nur so auffassen, daß bei jenen besondere Leitungsapparate existieren, während der Mangel derselben bei diesen dadurch einen Ersatz findet, daß sich einzelne Segmentalorgane zur Aufnahme und Leitung der Geschlechtsprodukte nach außen eigentümlich umbilden.“

Was die Zahl der Segmentalorgane in jedem Segment bei den Anneliden betrifft, so ist diese Behauptung CLAPARÈDE's in gewisser Beziehung durch EISIG's Untersuchungen hinfällig geworden. Derselbe fand bei den Capitelliden, daß deren Zahl in den einzelnen Segmenten eine ganz verschiedene ist. So finden sich z. B. bei Capitella capitata die ersten Segmentalorgane im 10., die letzten im 20.—30. Segment. Jedes dieser Segmente enthält aber mehrere Paare von Segmentalorganen, 2—3 Paare in den vorderen, 4—5 Paare in den mittleren und 5—6 Paare in den hintersten Segmenten. Es finden sich also „in gewissen



Segmenten bei gewissen Anneliden mehrere Paare von Segmentalorganen", doch ist damit die Behauptung LANKESTER's noch lange nicht in ihr Recht eingesetzt, denn die Zahl der Segmentalorgane ist bei diesen Polychaeten zu variabel, als daß dadurch seine Annahme gestützt würde.

CLAPARÈDE hatte für die limicolen Oligochaeten auch die Homologie zwischen den Samentaschen und Segmentalorganen behauptet, und zwar aus folgenden Gründen:

1) Die Ausführgänge der Samentaschen haben dieselbe Lage wie die Mündungen der Segmentalorgane, und

2) die Segmentalorgane fehlen in denjenigen Segmenten, in denen sich die Samentaschen befinden.

Diese Behauptung wurde von PERRIER in seinen Arbeiten über Plutellus und Organisation des Lombriciens terrestres widerlegt, und zwar folgendermaßen: Bei den terricolen Oligochaeten, für die die Homologie von CLAPARÈDE nicht zugegeben wird, findet man alle möglichen Beziehungen zwischen Samentaschen und Segmentalorganen. Fast immer sind beide Organe zu gleicher Zeit in demselben Segment vorhanden, aber bald haben ihre Mündungen verschiedene, bald dieselbe Lage; die Mündungen sind in ihrer Lage vollkommen unabhängig voneinander, wie es besonders bei Plutellus hervortritt. Für die terricolen hat also CLAPARÈDE vollkommen recht, wenn er bei ihnen die Homologie leugnet. Nun aber fehlen bei Pontodrilus, einer Art, die offenbar den terricolen Oligochaeten angehört, die Segmentalorgane, — genau wie bei den limicolen Naiden, in den Segmenten, wo sich die Samentaschen finden. Nun ist es aber nicht möglich, zuzugeben, daß bei zwei Spezies, die derselben Familie angehören, so in ihrem Bau übereinstimmende Organe morphologisch und genetisch verschieden sein sollen. Die Gründe CLAPARÈDE's können also nicht als Beweis für eine Homologie zwischen Samentaschen und Segmentalorganen bei Pontodrilus angeführt werden; wenn dieselben nun in diesem Falle keinen Beweis enthalten, so thun sie es ebensowenig für die Naiden, die limicolen Oligochaeten.

Schon in seiner Plutellus-Arbeit hatte PERRIER die Homologie zwischen Segmentalorganen und den Ausführgängen der Geschlechtsprodukte in Zweifel gezogen; durch VEJDOVSKY's und seine eigenen späteren Untersuchungen wurde diese Theorie eigentlich schon unhaltbar gemacht.

Bei den geschlechtslosen Exemplaren von Anachaeta, Enchytraeus und Pachydrilus (limicolen Oligochaeten) ist es nach

Vejdovsky allerdings Thatsache, daß in der Genitalregion, dem 12. und 13. Segmente, die Segmentalorgane in derselben Gestalt und Lage wie in den übrigen Segmenten vorhanden sind, und nur die Verfolgung der allmählichen Entstehung der Samenleiter kann über die Homologie genügenden Aufschluß geben. Zur Untersuchung wählte Vejdovsky junge Exemplare von Anachaeta Eisenii und Enchytraeus Buchholtzii, bei denen die Geschlechtsorgane in der ersten Entwickelung begriffen waren. Als Resultat ergab sich, daß die Segmentalorgane des 12. Segmentes mit dem Auftreten der Geschlechtsreife degenerieren und daß die Stelle derselben von den Samenleitern eingenommen wird. Als die erste Anlage der Samenleiter entsteht eine solide Zellgruppe, die gleichzeitig mit der Entstehung der ersten Keimzellen in die Leibeshöhle des 11. Segments hineinragt. Sodann vermehren sich die Zellen hinter dem Dissepimente und bilden einen dünnen Strang, welcher zuletzt seine definitive, vielfach gewundene Gestalt annimmt und durch die innere Durchbohrung und Wimperauskleidung der Zellen einen Ausführgang für die Spermatozoen darstellt. Dadurch ist zur Genüge bewiesen, daß die Segmentalorgane der Enchytraeiden mit den Samenleitern nichts zu thun haben. Als nächstverwandte Limicolen der Enchytraeiden dürfte man die Naiden ansehen. Über die Entstehung der Geschlechtsdrüsen und ihrer Ausführgänge stimmen die Beobachtungen Semper's und Vejdovsky's vollständig überein. Die ersten Anlagen der Ausführungsgänge bei den Naiden erscheinen als solide Zellmassen, die sich als künftige Samentaschen und Samentrichter kundgeben. Erst später setzen sich die Genitalgänge — nach Vejdovsky's Beobachtung nur die Samentrichter — mit dem Leibeschlauch in Verbindung und beginnen sich auch schon auszuhöhlen. Ob nun die ersten Anlagen der Samentrichter zu den Segmentalorganen in irgend einer Beziehung stehen, darüber fehlen die Angaben, doch ist es wahrscheinlich, daß sie ebenso wie bei den Enchytraeiden entstehen, die Segmentalorgane degenerieren, und ihre Stelle wird von neuen Zellmassen, den künftigen Samentrichtern, eingenommen. Zu demselben Resultate über die Homologie ist auch Perrier in seinen Untersuchungen an Pontodrilus gekommen, einem Genus, das mitten zwischen den limicolen und terricolen Oligochaeten steht, — auch er schließt sich ganz den Ansichten Vejdovsky's an.

Wenn schon durch die Beobachtungen Vejdovsky's an den Enchytraeiden die Theorie Claparède's einen bedenklichen Stoß erlitten hatte, so geschieht dies in noch höherem Maße durch das

Verhältnis zwischen den Segmentalorganen und Ausführgängen der Geschlechtsprodukte bei den terricolen Oligochaeten. Schon CLAPARÈDE hatte geleugnet, daß bei letzteren die beiden Organe einander homolog seien, und dies mußte seiner Theorie schon schaden.

Die Homologie zwischen Segmentalorganen bei den Terricolen und Limicolen, ebenso wie die Homologie zwischen den Ausführgängen der Geschlechtsprodukte bei beiden Unterordnungen, wird wohl nicht angezweifelt werden. Es ist daher sehr gewagt, zu behaupten, daß bei zwei so verwandten Arten homologe Organe sich verschieden entwickelt haben sollen, daß bei der einen Art, den Limicolen, die Ausführgänge der Geschlechtsprodukte den Segmentalorganen homolog seien, durch Umwandlung derselben entstanden sein sollen, während sie bei den ihnen nächstverwandten Terricolen vollständig unabhängig von den Segmentalorganen durch Neubildung entstanden sind. Letzteres wird durch die Entwickelungsgeschichte der beiden in Frage stehenden Organe bewiesen. Wie wir gesehen haben, entstehen bei den Terricolen die Segmentalorgane aus Zellgruppen des Mesoderms, und zwar aus getrennten Anlagen, indem Organ und Trichter selbständig sich entwickeln und nachher zusammentreten. Vollständig unabhängig hiervon entwickeln sich die Ausführgänge der Geschlechtsprodukte, wenn auch in ähnlicher Art und aus demselben Keimblatte, aber eine ähnliche Entwickelung giebt uns noch kein Recht, diese Organe für homolog zu erklären. Der entscheidende Punkt liegt, wie ich glaube, in dem Verhalten bei den Limicolen, hier entwickeln sich zuerst die Segmentalorgane, und wenn der Reifezustand beginnt, degenerieren sie und machen den Geschlechtsorganen Platz.

Fassen wir nun zum Schluß das Für und Wider der CLAPARÈDE'schen Hypothese zusammen, so haben wir folgendes:

Die Geschlechtsausführgänge der Oligochaeten sind umgewandelte Segmentalorgane, denn sie haben dieselbe Struktur, dieselbe Lage, und bei den limicolen Oligochaeten fungieren in den Genitalsegmenten keine Segmentalorgane; bei den terricolen sind allerdings welche vorhanden, man muß daher annehmen, die Zahl der Segmentalorgane sei in jedem Segment zwei Paar gewesen, von denen sich je nachdem nur das eine oder alle beiden Paare entwickelt hätten.

Gegen diese Hypothese sprechen folgende Gründe:

1) Wir sind durch kein Verhalten irgend eines Oligochaeten

berechtigt, die Vierzahl der Segmentalorgane als typisch anzunehmen.

2) Wenn bei den limicolen Oligochaeten im Alter auch keine Segmentalorgane in den Genitalsegmenten vorhanden sind, so lehrt doch die Entwickelungsgeschichte, daß sie in der Jugend sich finden.

3) Die Ausführgänge der Geschlechtsprodukte entstehen erst in bedeutend späterer Zeit als die Segmentalorgane, die die ersten Organe sind, welche sich im Embryo entwickeln.

Die Ansicht Bergh's, daß die Segmentalorgane Gebilde sind, die von Anfang an zur Entleerung der Geschlechtsprodukte in Beziehung standen, und erst nach und nach sich zugleich zu exkretorischer Funktion ausbildeten, wird, wie ich glaube, durch den zuletzt angeführten Grund beseitigt.

Es sind also vasa deferentia und Ovidukte selbständig entstehende Organe, die zu den Segmentalorganen in durchaus keiner genetischen Beziehung stehen. Beide Organe haben ihre selbständige Entwickelung, da sie jedoch beide ähnliche Funktion haben, Stoffe aus dem Leibesinneren herauszuschaffen, so können sie sich gegenseitig vertreten: vasa deferentia können als Leitungswege für die Exkrete dienen, und Segmentalorgane können die im Inneren der Leibeshöhle gebildeten Geschlechtsprodukte nach außen schaffen.

Jena, im April 1887.

Litteraturverzeichnis.

1) BALFOUR: Treatise of comparative embryology. Vol II.
2) P. J. VAN BENEDEN: Appareil circulatoire des Trematodes. Ann. d. sciences nat. III. Série, Tome XVII, 1852.
3) BERGH: Thatsachen aus der Entwickelungsgesch. der Blutegel.
4) — Metamorphose von Nephelis.
5) — Metamorphose von Aulastoma gulo. Würzburger zool. Arbeiten. Bd. VII, 1885.
6) — Die Geschlechtsorgane der Regenwürmer. Zeitschr. f. wissenschaftl. Zool. Bd. 44, 1. u. 2. Heft, 1886.
7) — Exkretionsorgane d. Würmer. Kosmos, Zeitschr. f. Entwickelungsgesch. 1885, II.
8) BLOOMFIELD: On the Development of the spermatozoa, Part I, Lumbricus. Quart. Journ. of Microscop. science. Vol. XX, N. S.
9) BUDGE: Über die Geschlechtsorgane von Tubifex rivulorum. Archiv f. Naturgesch. 16. Jahrg. I. Bd., 1850.
10) BÜTSCHLI: Entwickelungsgesch. Beiträge. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. XXIX, 1877.
11) CALDWELL: Structure, Development, and Affinities of Phoronis. Prel. Note. Proc. of the Royal Soc. 1882.
12) CLAPARÈDE: Etudes anatomiques sur les Annélides, Turbellariés etc. Mém. de la Société de Phys. et d'Hist. nat. de Genève. Tome XVI, I^ière part., 1861.
13) — Recherches anatomiques sur les Oligochètes, ibid. Tome XVI, IIe partie, 1862.
14) — Histologische Untersuchungen über den Regenwurm. Zeitschrift f. wissensch. Zool. Bd. XIX, 1869.
15) — und MECZNIKOW: Beiträge zur Kenntnis der Entwickelungsgeschichte der Chaetopoden. Zeitschr. f. w. Zool. XIX, 1869.
16) CUVIER: Le règne animal. Tome III, 1830.
17) R. VON DRASCHE: Beiträge zur Entwickelungsgesch. d. Polychaeten. Wien 1884.
18) LÉON DUFOUR: Notice sur les cocons ou les oeufs du Lumbricus terrestris. Ann. d. sc. nat. V, 1825.
19) DUGÈS: Annélides abranches sétigères. Ann. d. sc. nat. II Série, Tome VII, 1837.

20) Eisen: Om Scandinaviens Lumbricider. Öfvers. af kgl. Vet. Akad. Vörhandl. 1878.

21) Eisig: Segmentalorgane der Capitelliden. Mitteil. a. d. zool. Station zu Neapel. I, 1879.

22) Fol: Sur le développement des gastéropodes pulmonés. Archives de zool. exper. VIII 1879/80.

23) Fraisse: Über Spermatophoren bei Regenwürmern.

24) Gegenbaur: Entwickelung der Landgastropoden. Zeitsch. f. w. Zool. 1851.

25) — Die sogenannten Respirationsorgane von Lumbricus. Zeitschr. f. wissensch. Zoologie. IV, 1853.

26) Goette: Entwickelungsgesch. d. Würmer. Leipzig 1882.

27) Grube: Die Familie der Anneliden. Arch. f. Naturgesch. 16. Jahrg. 1 Bd. 1850.

28) — Beschreibung neuer oder wenig bekannter Anneliden. Arch. f. Naturgesch. 21. Jahrg. 1 Bd. 1855.

29) Fraipont: Le rein céphalique du Polygordius. Archives de Biologie. Tome V, 1884.

30) Hatschek: Beiträge zur Entwickelungsgesch. und Morphologie der Anneliden. Sitzungsber. d. k. Akad. d. Wissensch. Wien. Bd. LXXIV, 1876.

31) — Embryonalentwickelung und Knospung der Pedicellina echinata. Zeitschr. f. w. Z. Bd. XXIX, 1877.

32) — Entwickelungsgesch. der Anneliden. Wien 1878.

33) — Protodrilus Leuckartü. Wien 1880.

34) — Entwickelung der Trochophora von Eupomatus uncinatus Philippi. Wien 1885.

35) — Entwickelung des Kopfes von Polygordius. Wien 1885.

36) Hering: Zur Anatomie und Physiologie der Generationsorgane des Regenwurms. Zeitschr. f. w. Zool. Bd. VIII, 1856.

37) Hoffmeister: De vermibus quibusdam, ad genus Lumbricorum pertinentibus. Diss. inaug. Berol. 1842.

38) — Übersicht über alle bis jetzt bekannten Arten aus der Familie der Regenwürmer. 1845.

39) E. Home: Lumbrici in copulation. Home Lect. on comp. anat. Vol IV, 1823.

40) R. Horst: Aanteekeningen op de Anatomie van Lumbricus terrestris. Tijdskr. Nederl. Dierk. Vereen. Deel III, Afl. I, 1876.

41) Kleinenberg: Sullo Sviluppo del Lumbricus trapezoides. Napoli 1878.

42) Kowalevsky: Entwickelungsgeschichte des Lumbricus. Mém. de l'Acad. imp. d. sciences de St. Pétersbourg. VII. Sér. Tome XVI, 1871.

43) Ray-Lankester: The anatomy of the Earth-worm. Quart. Journ. of micr. science. 1864 u. 65.

44) — The sexual form of Chaetogaster Limnaei. ibid. Vol. IX, 1869.

45) — Remarks on Opalina etc. ibid. Vol. X, N. S., 1870.

46) Ray-Lankester: On the structure and origin of the Spermatophors or sperm-ropes of two species of Tubifex. ibid. Vol. XI. 1871.
47) Léo: Über die Fortpflanzung des Regenwurms. Isis 1820.
48) — De structura Lumbrici terrestris. 1822.
49) Leuckart: Menschliche Parasiten.
50) Meckel: Über die Zeugung der Regenwürmer. Arch f. Physiolgie. Bd. I, 1815.
51) — Über den Geschlechtsapparat einiger hermaphroditischer Tiere. Müller's Arch., 1844.
52) Meissner: Beobachtungen über das Eindringen der Samenelemente in den Dotter. Z. f. w. Z. Bd. VI., 1855.
53) Montègre: Observations sur le Lombric. Mém. du Muséum d'hist. nat. T. I, 1815.
54) Morren: Descriptio structurae anatomicae et expositio historiae naturalis Lumbrici vulgaris. 1826.
55) — De Lumbrici terrestris historia nat. nec non anatome tractatus. Bruxelles 1822.
56) Neuland: Die Geschlechtsorgane des Regenwurms. Verh. des Naturhist. Vereins der Rheinlande etc. 1886.
57) Örley: Revisio et distributio specierum terricolarum regionis palaearcticae. Budapesth 1885.
58) Perrier: Etudes sur un genre nouveau de Lombriciens (Plutellus). Arch. d. Zool. exp. II, 1873.
59) — Études sur l'organisation des Lombriciens terrestres. ibid. III, 1874.
60) — Études sur l'organisation des Lombriciens. ibid. IX. 1881.
61) Rabl: Entwickelung der Malermuschel. Jenaische Zeitschrift für Naturw. Bd. IX.
62) Rathke: Beiträge zur Entwickelungsgeschichte der Hirudineen. Leipzig 1862.
63) Ratzel: Beiträge zur anatomischen und systematischen Kenntnis der Oligochaeten. Z. f. w. Z. XVIII, 1868.
64) — u. Warschafsky: Zur Entwickelungsgesch. des Regenwurms, L. agricola. ibid. XVIII, 1868.
65) Redi: De animalibus vivis, qui in corpore anim. viv. reperiuntur. 1708.
66) D. Rosa: I Lumbrici del Piemonte.
67) Swammerdam: Biblia naturae. 1738.
68) Semper: Verwandtschaftsbeziehungen der gegliederten Tiere. III. Strobilation und Segmentation. Arb. a. d. zool. Inst. Würzburg. Bd. III, 1876—77.
69) — Beiträge zur Biologie der Oligochaeten. ibid.
70) v. Siebold: Lehrbuch d. vergl. Anatomie. 1848.
71) Spengel: Beiträge zur Kenntnis der Gephyreen: Entwickelungsgeschichte etc. v. Bonellia. Mitteil. a. d. zool. Station z. Neapel. I, 1879.

72) Steenstrup: Untersuchungen über das Vorkommen des Hermaphroditismus in der Natur, übers. von Hornschuch. Greifswald 1846.

73) v. Stein: Über die Geschlechtsverhältnisse der Myriapoden etc. Müller's Archiv, 1842.

74) Treviranus: Über die Zeugung des Erdregenwurms. Zeitschr. f. Phys. I. Bd., 2. Heft, 1835.

75) D'Udekem: Développement du Lombric terrestre. Mém. couronnés et mém. d. sav. étrangers publiées p. l'Acad. royale d. sc., d. lettres et des beaux-arts de Belgique. Bruxelles 1856. Tome XXVII.

76) F. Vejdovsky: Über Psammoryctes umbellifer. Z. f. w. Z. Bd. XXVII, 1876.

77) — Anatomische Studien an Rhynchelmis limosella. ibid.

78) — Über Phreatothrix, eine neue Gattung d. Limicolen. ibid.

79) — Beiträge z. vergl. Morphol. d. Annel. I. Enchytraeiden. Prag 1879.

80) — Entwickelung v. Sternaspis. Wien 1880.

81) — System der Oligochaeten. Prag 1885.

82) Vogt und Jung: Lehrbuch d. vergleichenden Anatomie.

83) Williams: Report on the British Annelids. Transactions of the British Association, 1852.

84) — Researches on the structure and homology of the reproductive organs of the Annelids. Transactions of the Royal Society. 1858, Part I.

85) Thomas Willis: De anima brutorum liber. Opera omnia. 1680 Genevae.

Erklärung der Abbildungen.

Buchstabenbezeichnung:

bl = Blutgefäß.
ds = Dissepiment.
exk = Exkretionskanal.
hug = Hinterer Urnierengang.
exz = Exkretionszelle.
ks = Keimstreifen.
m = Mesoderm.
mz = Mesodermzelle.
ms = Muskelstreifen.
oes = Oesophagus.
og = Oberes Ganglion.
ov = Ovarium.
ovd = Ovidukt.
rs = Receptaculum seminis.
sb = Samenblase.
sgo = Segmentalorgan.
sr = Schlundring.
t = Trichteranlage.
um = Urnierenmündung.
us = Ursegment.
vug = Vorderer Urnierengang.

Fig. 1. Geschlechtsorgane von Lumbricus agricola. Die hinterste linke Samenblase ist weggenommen, man sieht den Trichter, an der rechten hintersten Samenblase sieht man, daß dieselbe nicht einfach eine Ausstülpung der medianen Samenkapsel ist. Die Receptacula seminis sind von den Samenblasen bedeckt.

Fig. 2. Geschlechtsorgane von Allolobophora subrubicunda. Die Samenblasen (*sb*) sind von den ausgestülpten Dissepimenten umhüllt. Die Receptacula liegen in der dorsalen Medianlinie.

Fig. 3. Querschnitt durch eine junge Allolobophora. Man sieht die Entstehung der Samenblase als Wucherung des ausgestülpten Dissepiments *ds*.

Fig. 4. Querschnitt durch eine junge Samenblase von L. terrestris.

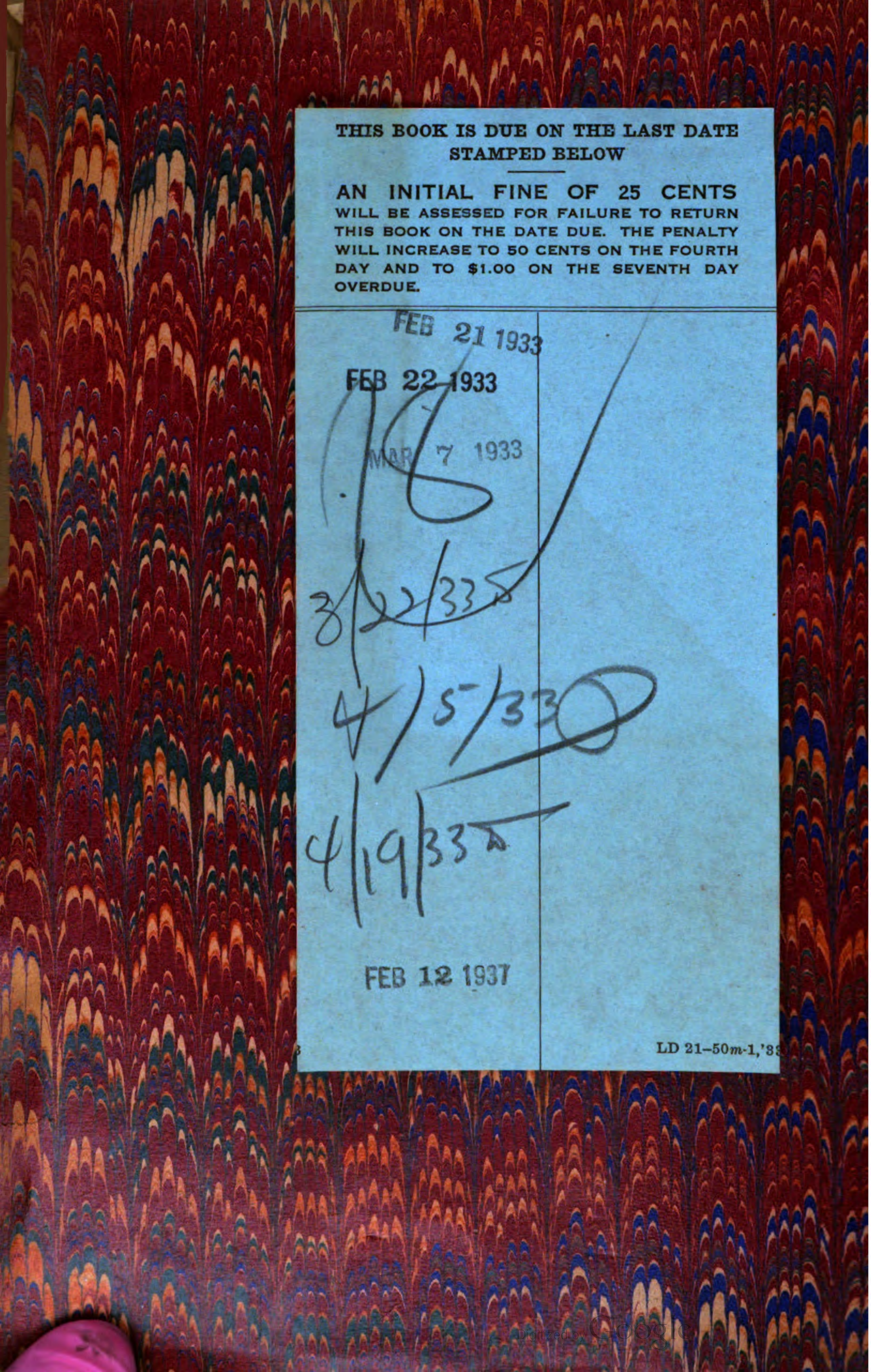
Fig. 5. Embryo von Allolobophora.

Fig. 6. Älteres Stadium desselben. Man sieht die Einstülpung des Oesophagus. Von der Mündung der Urniere (*um*) gehen zwei Urnierenkanäle aus, ein vorderer (*vug*) und ein hinterer (*hug*), die sich in den dunklen Entodermzellen verlieren.

Fig. 7. Längsschnitt durch die Kopfregion eines Embryo von Allolobophora, in dem schon die ersten Segmentalorgane fungieren. Die Urniere ist der Länge nach durchschnitten, man sieht deutlich den Kern der vorderen, von Kanälen durchbohrten Exkretionszelle. Die Urniere ist durch Muskelstreifen (*ms*) an der Leibeswand befestigt.

Fig. 8 u. 9. Bildung der Segmente und Segmentalorgane. *t* Anlage des Segmentaltrichters. In den älteren Stadien der Segmentalorgane bildet sich schon ein Lumen.

Frommannsche Buchdruckerei (Hermann Pohle) in Jena.




FEB 22 1933
MAR 8 1933
MAR 22 1933
APR 5 1933
APR 19 1933
FEB 12 1937
APR 19 1933
APR 19 1933
APR 19 1933
APR 19 1933
APR 19 1933
JAN 29 1937
Aitken
YD00013
42608
AC831
J4
v.13

